

Untersuchungen über selektives Fressen
bei Forellen und Elritzen

Inauguraldissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie der
Ludwig - Maximilians - Universität
München



vorgelegt von
Veronika Kucklentz
aus Berlin

1975

1. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Jacobs

2. Berichterstatter: Prof. Dr. O. Siebeck

Tag der mündlichen Prüfung: 2.7.1975



Herrn Professor Jacobs danke ich für die Anregung der Arbeit und für stete Hilfe und Diskussionsbereitschaft.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
2. Laborversuche	4
2. 1 Material und Methoden	4
2. 2 Ergebnisse	7
2. 2. 1 Versuche zur Prägung	7
2. 2. 1. 1 Beziehung: Absolute Abun- danz - Zeit	7
2. 2. 1. 2 Beziehung: Mortalität - Zeit	8
2. 2. 1. 3 Beziehung: Mortalität - absolute Abundanz	9
2. 2. 1. 4 Partielle Korrelationsana- lyse: Mortalität - absolute Abundanz - Zeit	10
2. 2. 1. 5 Beziehung: Mortalität - relative Abundanz	11
2. 2. 1. 6 Partielle Korrelationsana- lyse: Mortalität - relative Abundanz - Zeit	12
2. 2. 1. 7 Zusammenfassung der Er- gebnisse	13
2. 2. 2 Versuche zur Präferenz und Erfolgschance	15
2. 2. 2. 1 Beziehung: Absolute Abun- danz - Zeit	15
2. 2. 2. 2 Schnapprate	15

2. 2. 2. 3	Erfolgsschance	17
2. 2. 2. 4	Beziehung: Erfolgsschance - Zeit	17
2. 2. 2. 5	Mortalität und Schnapp- rate	17
2. 2. 2. 6	Beziehung: Schnapprate - absolute Abundanz	18
2. 2. 2. 7	Beziehung: Schnapprate - relative Abundanz	19
2. 2. 2. 8	Beziehung : Selektionsko- effizient - relative Abundanz	19
2. 2. 2. 9	Partielle Korrelationsana- lyse: Selektionskoeffizient - rela- tive Abundanz - Zeit	20
2. 2. 2. 10	Beziehung: Selektionsko- effizient - absolute Abundanz	21
2. 2. 2. 11	Partielle Korrelationsana- lyse: Selektionskoeffizient - abso- lute Abundanz - Zeit	21
2. 2. 2. 12	Zusammenfassung der Er- gebnisse	22
2. 2. 3	Vergleich der beiden Versuchs- serien	24
3.	Freilandversuche	26
3. 1	Material und Methoden	26
3. 1. 1	Untersuchungsgebiet	26
3. 1. 2	Untersuchungszeitraum	27

3. 1. 3	Versuchsaufbau	...	27
3. 1. 4	Versuchstiere	.	28
3. 1. 5	Versuchstypen	.	29
3. 1. 5. 1	Kurzzeitversuche	.	29
3. 1. 5. 2	Langzeitversuche	.	30
3. 1. 6	Ausgezähltes Zooplankton	.	30
3. 1. 7	Berechnete Größen	.	31
3. 2	Ergebnisse	.	32
3. 2. 1	Brunnsee	.	34
3. 2. 1. 1	Kurzzeitversuche	.	34
3. 2. 1. 2	Langzeitversuche	.	36
3. 2. 2	Klostersee	.	37
3. 2. 2. 1	Individuelle Präferenz	.	38
3. 2. 2. 2	Beziehung: Abundanz im See - Abundanz im Darm	.	38
3. 2. 2. 3	Selektionskoeffizient	.	38
3. 2. 2. 3. 1	Beziehung: Selektions- koeffizient - Abundanz	.	39
3. 2. 2. 3. 2	Selektion nach Größe	.	39
3. 2. 2. 3. 3	Beziehung: Große Arten - kleine Arten	.	40
4.	Zusammenfassung der Ergebnisse aus den La- bor- und Freilanduntersuchungen	.	42
5.	Diskussion	.	44
5. 1	Laborversuche zur Prägung	.	44
5. 2	Laborversuche zur Präferenz	.	46
5. 3	Freilandversuche	.	48
5. 3. 1	Brunnsee	.	49
5. 3. 2	Klostersee	.	50
	Literaturverzeichnis	.	52

1. Einleitung

Einen wesentlichen Anteil an der Aufrechterhaltung einer Lebensgemeinschaft nehmen die Fraßgewohnheiten der darin lebenden Tiere ein. Jede Tierart zeigt darin ein artcharakteristisches Verhalten, das durch selektives Fressen zum Ausdruck kommt.

Selektives Fressen einer Tierart setzt sich im wesentlichen aus zwei Komponenten zusammen: Die erste Komponente ist die Präferenz für eine bestimmte Futterart und die zweite die Erfolgchance, die ein Tier hat, die von ihm präferierte Art zu fangen.

Doch wie entsteht das selektive Fressen? Sicher spielt dabei Vererbung eine große Rolle, auch Lernen und Prägung werden beteiligt sein. Ivlev (1961) beschreibt Versuche mit Karpfen, die längere Zeit auf ein bestimmtes Futter geprägt wurden und es dann im Test allen anderen Futterarten vorzogen.

Durch selektives Fressen verändert eine Tierpopulation die Beutearten in ihrer Umgebung in ganz bestimmter Weise. Frißt ein Räuber mehrere Beutearten, kann die Abundanz dieser Arten ein bestimmtes Niveau erreichen und halten. Es ist aber auch denkbar, daß ein Räuber durch seine besondere Vorliebe für eine Beuteart diese Art vollständig ausrottet.

Da dies in der Natur - wenn überhaupt - nur äußerst selten geschieht, muß es Mechanismen geben, die dies verhindern. Bryan und Larkin (1972) untersuchten indi-

viduelle Freßunterschiede bei Forellen. Sie fanden heraus, daß Forellen aus einem Spektrum artcharakteristischer, unterschiedlicher Futterarten individuell bestimmte Futterarten bevorzugten; dies geschah auch über längere Zeiträume hinweg. Durch diese individuellen Freßgewohnheiten kann die Mortalität von einzelnen Tierarten einer Lebensgemeinschaft zumindest niedrig gehalten werden. Es wird nicht einseitig eine Beuteart vernichtet.

Einen zweiten solchen Mechanismus beschreibt Murdoch (1961): Wenn eine Beuteart sehr häufig ist, ist es möglich, daß der Räuber sie besonders häufig frißt und zwar zu einem höheren Prozentsatz als sie in der Umgebung vorhanden ist. Wenn er dadurch die Anzahl der Beutetiere sehr stark reduziert hat, kann es geschehen, daß der Räuber auf die nur am häufigsten auftretende Art " umschaltet ".

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit dem selektiven Fressen von Forellen und Elritzen. Zu diesem Themenkomplex wurden Laborversuche mit Forellen und Elritzen vorgenommen und Freilanduntersuchungen mit Elritzen durchgeführt.

Die erste Versuchsserie im Labor sollte die Frage klären, welche Rolle die Prägung beim selektiven Fressen von Forellen und Elritzen spielt. Sind die Fische auf bestimmtes Futter prägbar? Werden sie als Jungfische geprägt, oder kann die Prägung auch zu einem späteren Zeitpunkt stattfinden?

Bei der zweiten Versuchsserie sollte die Präferenz für eine bestimmte Futterart getestet werden und in Verbindung damit die Erfolgchance, die ein Fisch hat, diese von ihm präferierte Art zu fangen.

Die Freilandversuche hatten das Ziel, die Auswirkung der Abundanz der verschiedenen Futterarten auf das Nahrungsaufnahmeverhalten der Elritzen zu untersuchen. Was geschieht, wenn eine vorher bevorzugte Futterart relativ selten wird, eine andere potentielle Futterart aber plötzlich ein Maximum an Häufigkeit erreicht? Wählen die Fische vielleicht unabhängig von ihrer Abundanz die größten erreichbaren Futterarten aus? Haben Temperatur und Lichtintensität Einfluß auf das Fressverhalten?

Da sowohl Forellen als auch Elritzen ähnliche Anforderungen an den Biotop stellen, wurden diese beiden Arten für die Versuche ausgewählt.

2. Laborversuche

2. 1 Material und Methoden

Die Versuche wurden von Februar bis April 1970 und im Juni 1974 durchgeführt.

Als Versuchstiere wurden junge - ca. ein halbes Jahr alte - Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri* (Rich.)) und Elritzen (*Phoxinus phoxinus* (L.)) benutzt. Die Tiere waren etwa 4,5 - 5 cm groß. Die Forellen stammten aus der Bayerischen Anstalt für Fischerei in Starnberg, die Elritzen aus der Münchner Tierhandlung Ried.

Die Ergebnisse von zehn Forellen und 17 Elritzen wurden ausgewertet.

Alle Versuche fanden in einer Klimokammer, die auf 15° C eingestellt war, statt. Es herrschte Dauerlicht von 100 - 300 Lux.

Die Fische wurden einzeln in 2-L-Bechergläsern gehalten. Durch einen Durchlüftungsstein wurde für genügend Sauerstoff gesorgt.

Für die Versuche wurden die Fische in mehrere Futtergruppen unterteilt: Die erste Gruppe (C) - drei Elritzen, vier Forellen - wurde nur mit Copepoden gefüttert, die zweite Gruppe (D) - sechs Elritzen, vier Forellen - nur mit Daphnien, die dritte Gruppe (C+D) - vier Elritzen, zwei Forellen - mit Copepoden und Daphnien in gleicher Anzahl. Eine vierte Elritzengruppe (T.) - drei Tiere - bekam nur das Kunstfutter Tetramin.

Jeden Nachmittag wurde den Fischen etwa eine Messerspitze voll Tetramin oder 60 Planktonindividuen - der

Gruppe entsprechend - mit einer Pipette in das Glas gegeben. Nach diesem Schema wurde die Fütterung vier Wochen lang ausgeführt, um eine Prägung auf dieses Futter zu erreichen.

Die dafür benötigten Daphnien - *Daphnia pulex* (De Geer) - stammten aus eigener Zucht, die Copepoden - *Eudiaptomus vulgaris* (Schmeil) - aus einem kleinen Teich im Garten des Zoologischen Instituts in München. Die Daphnien waren durchschnittlich 1,69 mm lang (gemessen Kopf mit Carapax ohne Spina), die Copepoden 1,02 mm (Körperlänge ohne Furca). Vermessen wurde eine einmalige Stichprobe.

Da die Menge von 40 Planktonindividuen für Versuchszwecke günstig schien, wurde getestet, ob ein Fisch diese Anzahl innerhalb von fünf Minuten fressen kann. Dabei wurden einem Fisch 40 Daphnien in das Glas gegeben - acht Parallelversuche mit vier Forellen und vier Elritzen. Nach fünf Minuten wurden die Fische aus dem Glas entfernt und die im Glas verbliebenen Daphnien gezählt. Bei den Forellen hatten zwei Fische alle 40 Daphnien gefressen, die anderen zwei je 39. Bei den Elritzen hatten drei Fische je 40 Daphnien gefressen, ein Fisch 37.

Auf Grund dieser Vorversuche wurde bei den weiteren Experimenten immer eine Futtermenge von 40 Planktonorganismen verwendet.

Ein Versuch der Serie von 1970 sah folgendermaßen aus: Zur besseren Beobachtung und um Störungen während des Freßvorgangs zu vermeiden wurde der Durchlüftungstein aus dem Becherglas entfernt. Den vorgeprägten Fischen, die 48 Stunden lang nichts zu fressen bekommen hatten, wurden je 20 Daphnien und 20 Copepoden ins Glas gegeben.

Mit Hilfe eines Zeitschreibers wurde das erfolgreiche Schnappen nach den Planktonindividuen registriert, also die Anzahl der gefressenen Daphnien und Copepoden. Gleichzeitig wurde auch der Zeitpunkt, an dem die Daphnien und Copepoden gefressen wurden, festgehalten. Nicht registriert wurde ein erfolgloses Schnappen und ein Zusp Schnappen mit nachfolgendem Ausspucken der Daphnie oder des Copepoden.

Bei den Laborversuchen im Juni 1974 wurde diese Methode mit folgenden Änderungen übernommen: 1. waren die Fische bei diesen Versuchen nicht auf ein bestimmtes Futter vorgeprägt. 2. wurde nicht nur das erfolgreiche Schnappen nach Beute registriert, sondern auch das erfolglose. Je zehn Forellen und Elritzen wurden untersucht, jeder Fisch wurde fünfmal getestet.

Die Forellen waren bis zum Versuch nur mit Kunstfutter gefüttert worden. Die Elritzen waren schon etwa ein Jahr lang im Labor gehalten worden und waren an wechselnde Nahrung - Kunstfutter, Daphnien und Tubifex - gewöhnt. Die Forellen waren durchschnittlich 5 cm lang, die Elritzen 4.

2. 2 Ergebnisse

2. 2. 1 Versuche zur Prägung

Das Such- und Jagdverhalten beider Fischarten war sehr ähnlich. Die Fische schwammen suchend im Glas umher, visierten ihre Beute aus 2 - 3 cm Entfernung an und schnappten dann nach ihr. Alle untersuchten Fische, gleich welcher Tierart oder Gruppe, fraßen beide gebotenen Futterarten, allerdings nicht zu gleichen Teilen.

2. 2. 1. 1 Beziehung: Absolute Abundanz - Zeit

Mittelt man die Ergebnisse innerhalb der Futtergruppen und trägt die errechneten Werte graphisch auf, erhält man die Kurven der Abbildungen 1 - 7. Hierbei wurde die halblogarithmische Darstellung gewählt, weil dabei der Neigungswinkel die Mortalitätsrate der dargestellten Futterart angibt (Definition siehe unten).

Während die an Daphnien gewöhnten Forellen in den ersten drei Minuten des Tests Daphnien und Copepoden etwa zu gleichen Teilen fraßen, läßt sich bei der an Copepoden gewöhnten Gruppe eine leichte Andeutung zur Bevorzugung von Copepoden feststellen, die aber nicht signifikant ist. Eine solche Bevorzugung tritt ganz deutlich bei der Gruppe C+D zutage. Im weiteren Verlauf der Zeit - etwa von der vierten Minute an - erkennt man auch in den Gruppen C und D eine deutliche Bevorzugung von Copepoden.

Bei den Elritzen liegen die Verhältnisse umgekehrt wie bei den Forellen; sie selektieren ganz generell die

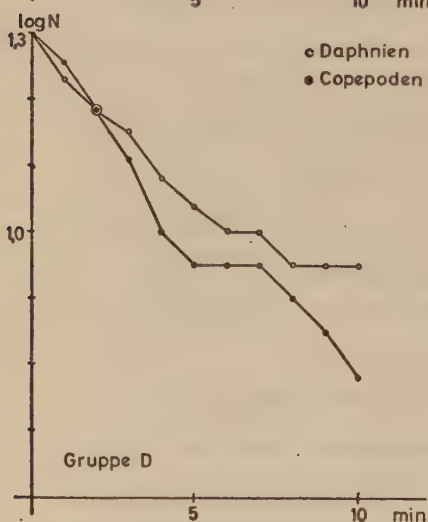
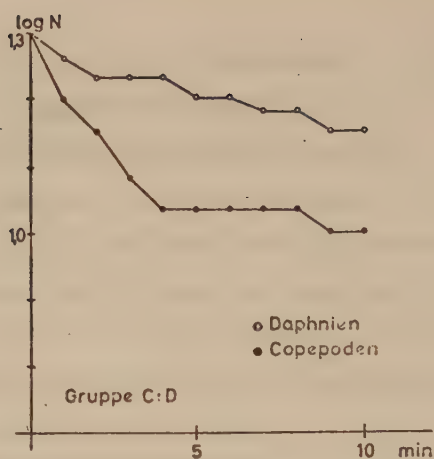
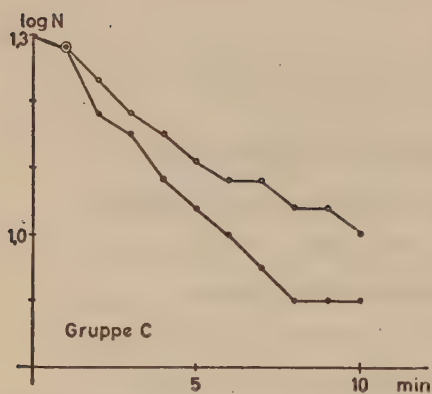


Abb. 1 - 3 Anzahl von Daphnien und Copepoden, die im Verlaufe eines Versuchs von Forellen der drei Futtergruppen gefressen wurden.

Gemittelte Ergebnisse einer Gruppe.

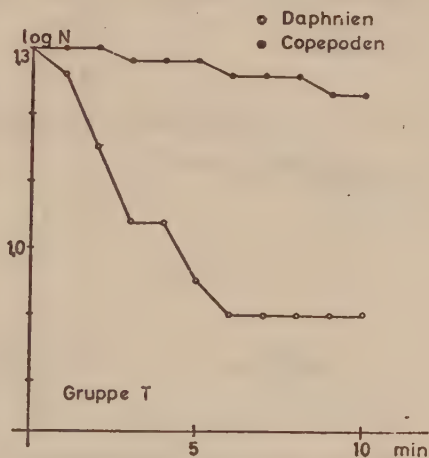
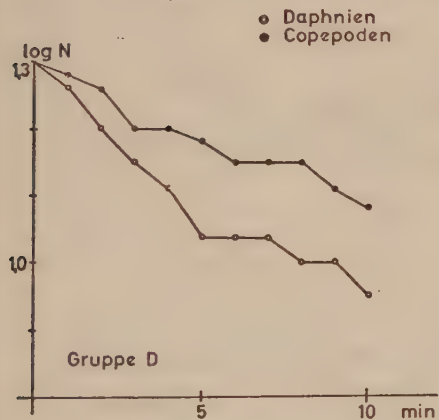
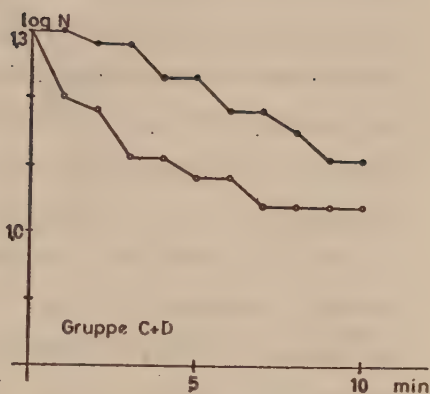
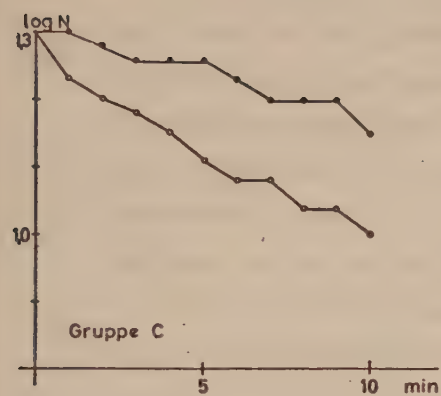


Abb. 4 - 7 Anzahl der Daphnien und Copepoden, die im Verlaufe eines Versuchs von Elritzen der vier Futtergruppen gefressen wurden.

Ergebnisse innerhalb einer Gruppe gemittelt.

Daphnien und fressen kaum Copepoden. Ähnlich wie bei den Forellen, ist auch bei den Elritzen bei den Zeit - Abundanzkurven ein leichter Unterschied erkennbar zwischen den Gruppen, die nur Copepoden oder Daphnien bekommen haben, und der Mischfuttergruppe: Bei der letzteren ist der Unterschied der Fraßrate für die beiden Futterarten stärker ausgeprägt als bei den auf ein Futter gebräuten Fischen. Besonders groß ist dieser Unterschied, wenn man die mit Tetramin gefütterten Tiere betrachtet. Diese Gruppe fraß besonders viele Daphnien und fast keine Copepoden.

2. 2. 1. 2 Beziehung: Mortalität - Zeit

Nach der Formel

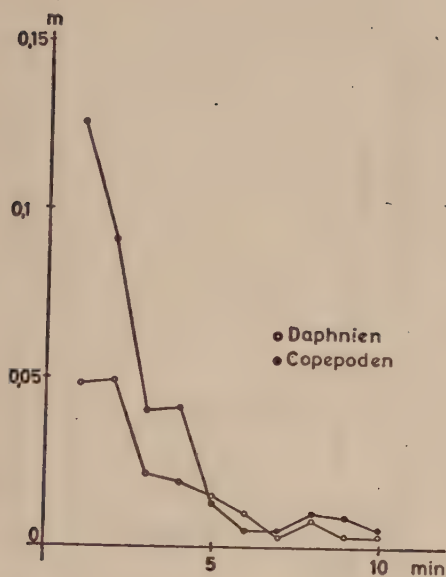
$$N_t = N_0 \cdot e^{-mt},$$

wobei

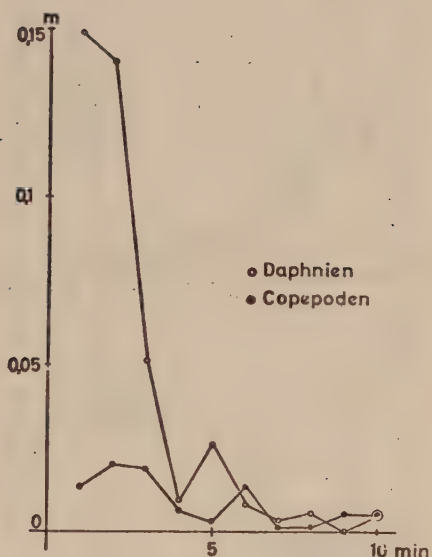
$$m = \frac{dN}{dt \cdot N},$$

kann man die Mortalitätsrate (m) von Daphnien und Copepoden - hervorgerufen durch die Fische - für jede Minute errechnen. Trägt man die von allen Forellengruppen gemeinsam erhaltenen Werte gegen die Zeit auf (Abb. 8), zeigt sich Folgendes deutlich: Die Mortalität ist grundsätzlich am Anfang des Versuchs am größten und sinkt dann sehr stark ab.

Auch bei den Elritzen (Abb. 9) fällt das starke Absinken der Kurve mit fortschreitender Zeit ins Auge.



Forellen



Elritzen

Abb. 8 - 9 Die Mortalitätsrate (m) von Daphnien und Copepoden - hervorgerufen durch die Forellen (Elritzen) - in Abhängigkeit von der Versuchsdauer
Gemittelte Ergebnisse aller Fische und Futtergruppen.

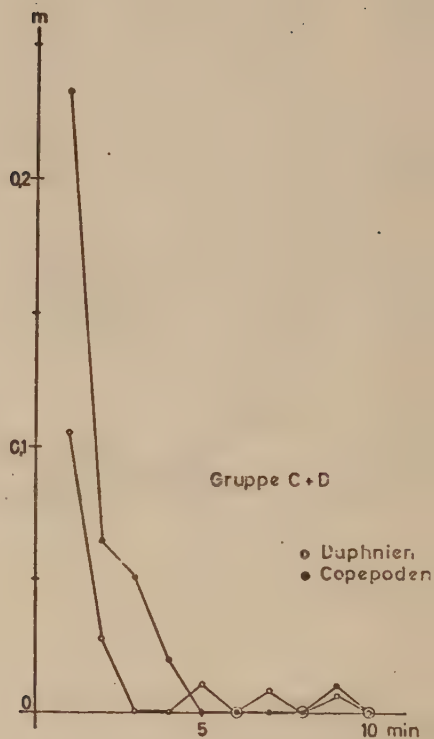
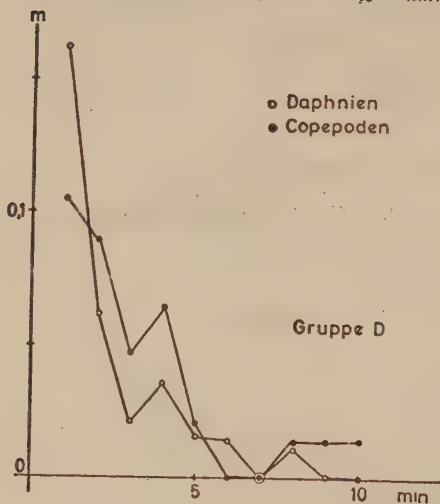
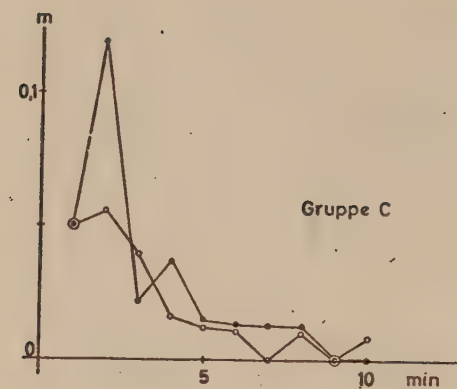


Abb. 10 - 12 Die Mortalitätsrate (m) von Daphnien und Copepoden - hervorgerufen durch die Forellen der einzelnen Futtergruppen - in Abhängigkeit von der Versuchsdauer.

Gemittelte Ergebnisse einer Futtergruppe.

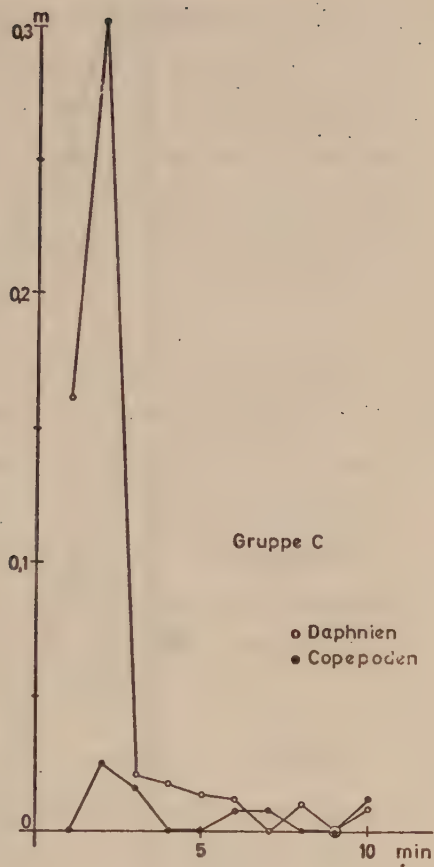
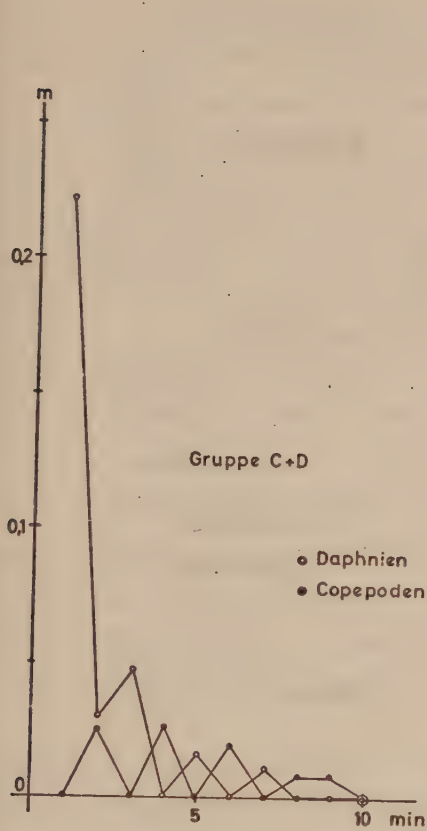


Abb. 13 - 14 Die Mortalitätsrate (m) von Daphnien und Copepoden - hervorgerufen durch die Elritzen der einzelnen Futtergruppen - in Abhängigkeit von der Versuchsdauer.

Gemittelte Ergebnisse einer Futtergruppe.

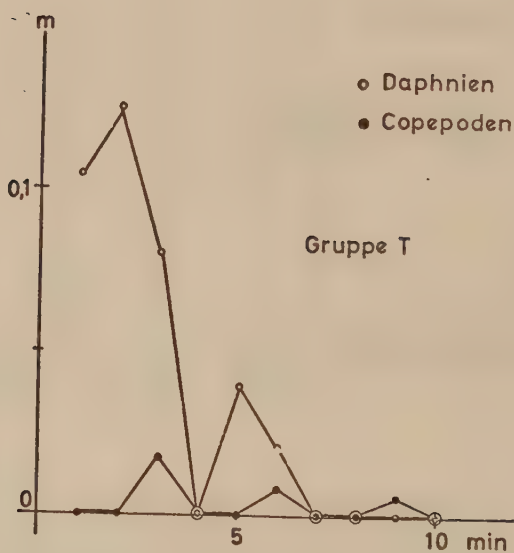
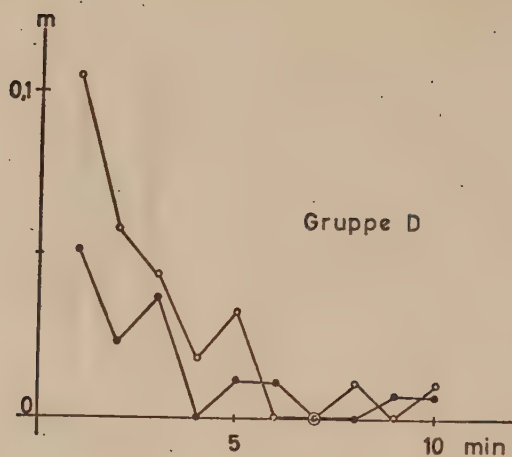


Abb. 15 - 16 Die Mortalitätsrate (m) von Daphnien und Copepoden - hervorgerufen durch die Elritzen der einzelnen Futtergruppen - in Abhängigkeit von der Versuchsdauer.

Gemittelte Ergebnisse einer Futtergruppe.

Schlüsselt man die Ergebnisse nach Freßgruppen auf, erkennt man, daß bei den Forellen die Mortalität der Copepoden meist über der der Daphnien liegt oder zumindest gleich ist. Bei den Elritzen dagegen ist es umgekehrt. Bei ihnen liegt während der ersten fünf Minuten die Mortalität der Daphnien deutlich höher als die der Copepoden (Abb. 10 - 16).

2. 2. 1. 3 Beziehung : Mortalität - absolute Abundanz

Weiter wurde die Mortalität in Abhängigkeit von der absoluten Abundanz untersucht (Tab. I). Bei den Forellen aller Gruppen nimmt mit sinkender Abundanz die Mortalität sowohl der Daphnien als auch der Copepoden ab. Die Korrelation war für alle Gruppen hochsignifikant. Die Ergebnis war im Anschluß an die Zeit - Abundanz- und an die Mortalitätskurven zu erwarten.

Auch bei Elritzen ergibt die Korrelation zwischen Mortalität und absoluter Abundanz für alle Daphnienkurven eine eindeutig signifikante, positive Beziehung. Für die Copepodenkurven ist diese Beziehung nur für die Gruppe D signifikant. Je mehr Daphnien vorhanden waren, desto größer war ihre Sterberate; die Mortalität der Copepoden dagegen stieg auch dann nicht an, wenn die Copepoden in der Umgebung stark vertreten waren - mit Ausnahme der Gruppe D.

2. 2. 1. 4 Partielle Korrelationsanalyse: Mortalität - absolute Abundanz - Zeit

Da die zuletzt erhaltenen Ergebnisse sehr stark von dem bei diesen Korrelationen nicht berücksichtigten Zeitfaktor geprägt sein können, wurde eine partielle Korrelationsanalyse mit den drei Variablen Mortalität, absolute Abundanz und Zeit durchgeführt. Dabei läßt sich der Zeitfaktor ausschalten, das heißt, es läßt sich die Beziehung zwischen Mortalität und absoluter Abundanz unabhängig von Zeiteinflüssen aufzeigen.

Für die Forellen brachte die partielle Korrelationsanalyse kein ganz klares Ergebnis (Tab. I). Auffallend am Ergebnis ist zunächst, daß in allen Fällen durch die Eliminierung des Zeitfaktors der Wert von r vermindert wird. Die Beziehung zwischen Mortalität und absoluter Abundanz war zwar auch nach Ausschaltung des Zeitfaktors meist positiv korreliert, signifikant aber nur noch in zwei Fällen, in der Gruppe D - Daphnien - und der Gruppe C+D - Copepoden. In der Gruppe C - Copepoden - und in der Gruppe C+D - Daphnien - war diese Beziehung sogar leicht negativ, jedoch nicht signifikant.

Es zeigte sich also, daß die unter 2. 2. 1. 3 erhaltenen Ergebnisse für Forellen wesentlich von der Zeit beeinflusst waren. Die Beziehung zwischen Mortalität und absoluter Abundanz war nach Ausschaltung des Zeitfaktors nur noch in zwei Fällen positiv signifikant. Es ist allerdings möglich, daß das Fehlen der Signifikanz

Beziehung: Mortalität - absolute Abundanz

I. Forellen

a) Daphnien

part. Korrelation

Gruppe C	$r_{mA} + 0,91$	$r_{mA.t} + 0,53$
Gruppe D	$r_{mA} + 0,86$	$r_{mA.t} + 0,66$
Gruppe C+D	$r_{mA} + 0,58$	$r_{mA.t} - 0,11$

b) Copepoden

Gruppe C	$r_{mA} + 0,68$	$r_{mA.t} - 0,06$
Gruppe D	$r_{mA} + 0,88$	$r_{mA.t} + 0,51$
Gruppe C+D	$r_{mA} + 0,93$	$r_{mA.t} + 0,86$

II. Elritzen

a) Daphnien

Gruppe C	$r_{mA} + 0,72$	$r_{mA.t} + 0,49$
Gruppe D	$r_{mA} + 0,91$	$r_{mA.t} + 0,68$
Gruppe C+D	$r_{mA} + 0,78$	$r_{mA.t} + 0,60$

b) Copepoden

Gruppe C	$r_{mA} + 0,04$	$r_{mA.t} - 0,70$
Gruppe D	$r_{mA} + 0,74$	$r_{mA.t} + 0,12$
Gruppe C+D	$r_{mA} + 0,09$	$r_{mA.t} - 0,77$

Für alle Werte $N = 10$

Signifikante r -Werte sind unterstrichen

m Mortalität, A absolute Abundanz, t Zeit

Definitionen siehe Text

auch an den geringen Freiheitsgraden (7) liegen kann.

Bei den Elritzen ist die Beziehung Mortalität - absolute Abundanz nach Ausschalten des Zeitfaktors für Daphnien noch in allen Gruppen positiv, signifikant allerdings nur in der Gruppe D. Für Copepoden besteht bei den Gruppen C und C+D eine signifikante negative Korrelation. Das schon unter 2. 2. 1. 3. erhaltene Ergebnis wird hier also im wesentlichen bestätigt.

2. 2. 1. 5 Beziehung: Mortalität - relative Abundanz

Interessant war nun die Frage, ob das Fressverhalten der Fische nicht nur von der absoluten, sondern auch von der relativen Abundanz der Futterarten beeinflusst wird. Unter relativer Abundanz wird hier der Prozentsatz einer Futterart relativ zur anderen verstanden. Bei den vorliegenden Versuchen änderten sich die Abundanz in ganz charakteristischer Weise: Die absolute Abundanz beider Futterarten nahm im Laufe der Versuchszeit ab. Bei der relativen Abundanz dagegen fand eine Aufspaltung statt. Bei Forellen stieg die relative Abundanz der Daphnien - gemäß ihrer Präferenz für Copepoden - mit der Versuchszeit an, während die relative Abundanz der Copepoden abnahm. Bei Elritzen war dies umgekehrt.

Korreliert man nun die Mortalität mit der relativen Abundanz (Tab. II), tritt in allen Forellengruppen eine Aufspaltung von Daphnien- und Copepodenkurven ein.

Beziehung: Mortalität - relative Abundanz

I. Forellen

a) Daphnien

part. Korrelation

Gruppe C	r_{ma}	<u>- 0,85</u>	$r_{ma.t}$	- 0,37
Gruppe D	r_{ma}	<u>- 0,69</u>	$r_{ma.t}$	- 0,17
Gruppe C+D	r_{ma}	<u>- 0,86</u>	$r_{ma.t}$	<u>- 0,81</u>

b) Copepoden

Gruppe C	r_{ma}	+ 0,52	$r_{ma.t}$	- 0,40
Gruppe D	r_{ma}	+ 0,60	$r_{ma.t}$	- 0,26
Gruppe C+D	r_{ma}	+ 0,15	$r_{ma.t}$	- 0,32

II. Elritzen

a) Daphnien

Gruppe C	r_{ma}	<u>+ 0,69</u>	$r_{ma.t}$	+ 0,29
Gruppe D	r_{ma}	<u>+ 0,81</u>	$r_{ma.t}$	+ 0,36
Gruppe C+D	r_{ma}	- 0,002	$r_{ma.t}$	+ 0,42

b) Copepoden

Gruppe C	r_{ma}	- 0,46	$r_{ma.t}$	- 0,57
Gruppe D	r_{ma}	<u>- 0,85</u>	$r_{ma.t}$	- 0,61
Gruppe C+D	r_{ma}	- 0,23	$r_{ma.t}$	- 0,38

Für alle Werte N = 10

Signifikante r-Werte sind unterstrichen

m Mortalität, a relative Abundanz, t Zeit

Definitionen siehe Text

Auf Copepoden bezogen steigt die Mortalität mit steigender relativer Abundanz. Die Korrelation war positiv, aber nicht signifikant. Auf Daphnien bezogen ist es umgekehrt: Mit steigender relativer Abundanz nimmt die Mortalität ab.

Eine Möglichkeit, dieses Ergebnis zu erklären, läßt sich aus den Zeit - Abundanz- und den Mortalitätskurven ableiten: Mit fortschreitender Zeit nimmt die relative Abundanz der Daphnien zu, die der Copepoden ab. Die Mortalität für beide ist am Anfang am stärksten und sinkt am Ende des Versuchs fast auf den Nullpunkt. Dies kann ein Grund dafür sein, daß die Mortalität für Daphnien mit steigender relativer Abundanz abnimmt, die für Copepoden zunimmt.

Auch bei Elritzen tritt wieder die schon bei den Forellengruppen beobachtete Aufspaltung ein, nur sind hier die Vorzeichen vertauscht. Auf Daphnien bezogen ist die Korrelation zwischen den beiden Größen positiv signifikant, nur in der Gruppe C+D läßt sich keine Korrelation feststellen. Je größer also die relative Häufigkeit ist, umso mehr steigt die Mortalität der Daphnien an. Für Copepoden ist diese Beziehung negativ korreliert, allerdings nur für die Gruppe D signifikant.

2. 2. 1. 6 Partielle Korrelationsanalyse: Mortalität - relative Abundanz - Zeit

Um die vorigen Ergebnisse und deren Interpretation

auf Zeitabhängigkeit zu prüfen, wurde wieder eine partielle Korrelationsanalyse durchgeführt. Die Variablen waren diesmal Mortalität, relative Abundanz und Zeit. Dabei stellte sich heraus (Tab. II), daß die vorigen Ergebnisse in starkem Maße von der Zeit geprägt waren. Nur bei einer Forellengruppe - C+D - gab es noch eine signifikante Korrelation, alle anderen Korrelationen bei Forellen und Elritzen waren nicht signifikant. Eine Abhängigkeit von Mortalität und relativer Abundanz ist also nicht nachweisbar, die Forellen der Gruppe C+D ausgenommen.

Bei Elritzen läßt sich allerdings ein deutlicher Trend beobachten, der darauf hinweist, daß bei ihnen der Einfluß der Zeit auf die vorigen Ergebnisse nicht ganz so stark war. Auf Daphnien bezogen waren alle Werte positiv, auf Copepoden dagegen negativ. Mit steigender relativer Häufigkeit der Daphnien steigt auch ihre Mortalitätsrate, während bei steigender relativer Häufigkeit von Copepoden die Mortalitätsrate sinkt.

2. 2. 1. 7 Zusammenfassung der Ergebnisse

Zusammenfassend läßt sich als wichtigstes Ergebnis dieser Versuchsreihe sagen, daß eine Prägung der Fische einseitig auf eine Futterart keinen Erfolg hatte. Unabhängig von ihrer Futtergruppe fraßen Forellen mehr Copepoden, Elritzen dagegen mehr Daphnien. Die Freßrate beider Fischarten sank im Laufe der Versuchszeit stark

ab. Ihr Freßverhalten war gekoppelt mit der absoluten Abundanz der Futterarten. Je mehr Daphnien und Copepoden in der Umgebung vorhanden waren, umso größer wurde ihre durch die Forellen verursachte Sterberate. Für Elritzen dagegen war diese Beziehung nur für Daphnien positiv. Die Sterberate von Copepoden sank bei ihnen trotz steigender Häufigkeit. Die relative Abundanz der Futterarten hatte auf das Freßverhalten keinen signifikanten Einfluß.

2. 2. 2 Versuche zur Präferenz und Erfolgchance

Um einen Hinweis auf die Frage zu erhalten, warum die Forellen Copepoden, die Elritzen aber Daphnien häufiger fressen, wurden im Juni 1974 weitere Versuche angestellt. Zusätzlich zur Freßrate sollten die Präferenz für eine Futterart und die Erfolgchance, die ein Fisch hat, die von ihm bevorzugte Nahrung zu fangen, untersucht werden.

2. 2. 2. 1 Beziehung: Absolute Abundanz - Zeit

Die Abbildungen 17 - 18 zeigen die diesmal erhaltenen Freßkurven. Im Gegensatz zu den ersten Versuchen fraßen die Forellen während der ersten Minute des Versuchs wesentlich mehr Daphnien als Copepoden. Von der dritten Minute an kehrte sich die Situation um, nun wurden mehr Copepoden gefressen. Bei Versuchsende überwog eindeutig die Zahl der gefressenen Copepoden.

Die Freßkurven der Elritzen glichen denen der ersten Versuche: Die Daphnien wurden sehr stark dezimiert, während Copepoden kaum gefressen wurden.

2. 2. 2. 2 Schnapprate

Da die Freßkurven ein Ergebnis aus Schnapprate und Erfolgchance darstellen, wurden diese beiden Größen getrennt untersucht. Die Schnapprate (S) wurde definiert:

$$S = \frac{\text{Anzahl der Schnapper}}{\text{Minute} \times \text{vorhandene Anzahl Daphnien (Cop.)}}$$

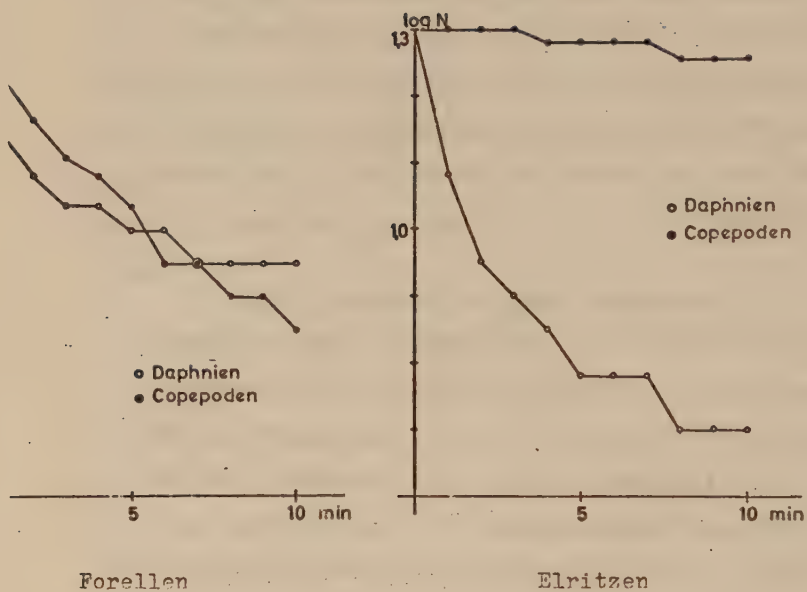


Abb. 17 - 18 Anzahl der von Forellen - Elritzen -
 gefressenen Daphnien und Copepoden im Verlaufe eines
 Versuchs.

Gemittelte Ergebnisse aller Fische.

Abbildung 19 zeigt, daß für Forellen die Schnapptrate nach Copepoden insgesamt gesehen wesentlich größer ist als die nach Daphnien. Obwohl die Mortalitätskurve (Abb. 23) im Laufe der Versuchszeit auf den Nullpunkt sinkt, sinkt die Schnapptrate nach Copepoden nicht stark ab. Diese hohe Schnapptrate macht die große Präferenz der Forellen für Copepoden erkennbar. Die Schnapptrate nach Daphnien dagegen hat ihren Maximalwert in der ersten Minute und sinkt im Verlauf des Versuchs auf den Nullpunkt. Im Laufe des Versuchs findet also eine Verstärkung der Präferenz für Copepoden statt.

Bei den Elritzen (Abb. 20) sieht das Ergebnis deutlich verschieden aus. Der Kurvenverlauf der Schnappraten nach Daphnien ist zwar denen der Forellen sehr ähnlich - Maximalwert am Beginn, Absinken der Schnapptrate am Ende des Versuchs -, die Werte liegen aber insgesamt höher. Die Schnapptrate nach Copepoden verändert sich ähnlich wie bei den Forellen innerhalb der Versuchszeit kaum, liegt aber insgesamt sehr viel tiefer.

Auffallend ist die Ähnlichkeit des Maximalwertes der Schnapptrate nach Copepoden bei Forellen und nach Daphnien bei Elritzen. Die für Daphnien und Copepoden unterschiedlichen Schnappraten zeigen, daß die Forellen eine Präferenz für Copepoden, die Elritzen aber eine Präferenz für Daphnien haben.

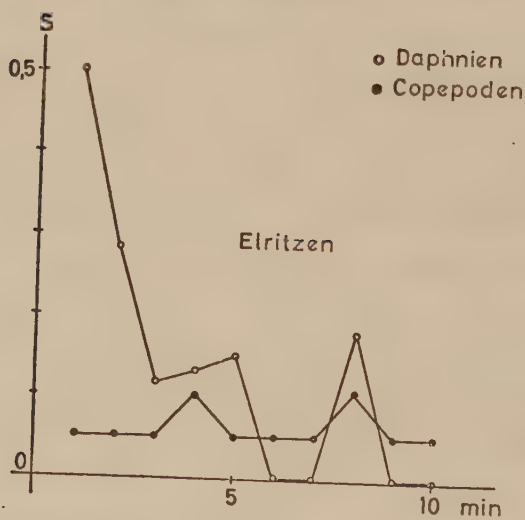
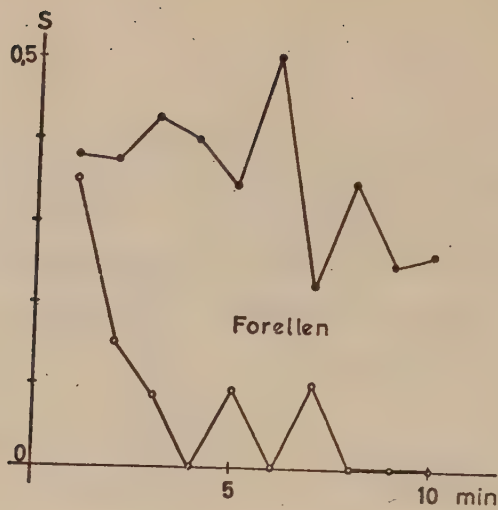


Abb. 19 - 20 Die Schnapprate (S) nach Daphnien und Copepoden von Forellen und Elritzen in Abhängigkeit von der Versuchsdauer.

2. 2. 2. 3 Erfolgsschance

Der zweite wichtige Bestandteil der Sterblichkeit ist die Erfolgsschance, die ein Fisch hat, ein bestimmtes Planktonindividuum zu fangen. Daphnien werden sowohl von Forellen als auch von Elritzen mit einem Erfolg von nahezu hundert Prozent gefangen - Forellen: $98,17 \pm 0,29$ (s), N = 50 ; Elritzen: $97,52 \pm 1,43$ (s), N = 50.

Anders ist dies bei Copepoden, diese lassen sich viel schwieriger fangen. Forellen haben beim Fangen von Copepoden eine durchschnittliche Erfolgsschance von $32,26 \pm 1,54$ (s) Prozent. Bei Elritzen liegt die Erfolgsschance nur halb so hoch, nämlich bei $15,88 \pm 2,15$ (s) Prozent. Die Werte wurden über die ganze Versuchszeit gemittelt, N war immer gleich 50.

2. 2. 2. 4 Beziehung: Erfolgsschance - Zeit

Die Erfolgsquote im Fangen von Copepoden war zeitabhängig (Abb. 21 - 22). Eine Korrelationsberechnung zwischen Erfolg und Zeit ergab für Forellen ein Sinken der Erfolgsquote im Verlauf der Zeit ($r = - 0,42$, N = 100). Für Elritzen war diese Korrelation nicht signifikant ($r = 0,11$, N = 100).

2. 2. 2. 5 Mortalität und Schnapptrate

Nach der schon oben genannten Formel (Seite 8) wurde die Mortalitätsrate m von Copepoden und Daphnien errechnet und graphisch aufgetragen. Zusätzlich wurde

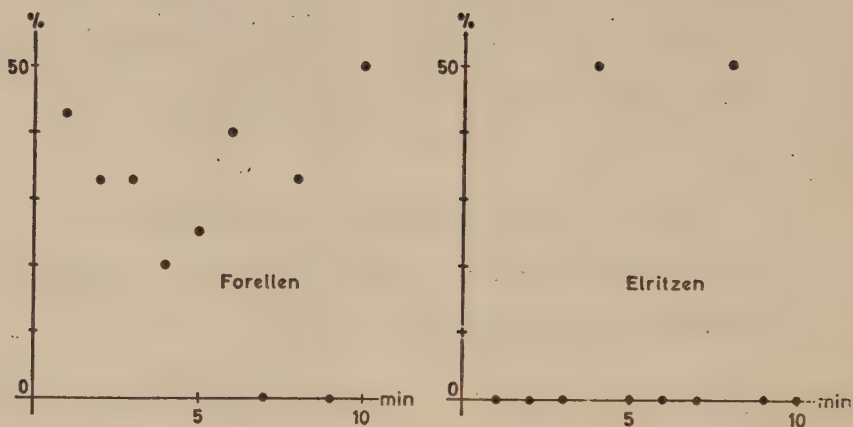


Abb. 21 - 22 Die Erfolgsquote (in %) der Forellen und Elritzen beim Fangen von Copepoden in Abhängigkeit von der Versuchsdauer.

die fiktive Mortalitätsrate M berechnet, die sich ergäbe, wenn jedes Schnappen nach Copepoden erfolgreich wäre. Zugrunde gelegt wurde bei dieser Berechnung die tatsächliche Abundanz von Copepoden in jeder Minute.

Interessant ist ein Vergleich der Größen m und M . Er zeigt (Abb. 23 - 24), Daß die Mortalität von Copepoden bei Forellen auch in der ersten Minute über der Mortalität von Daphnien liegen würde. Dabei ist es hoch interessant, daß die M - Werte für Copepoden und Daphnien erstaunlich ähnlich verlaufen. Dies beruht aber auf verschiedener Komponentenverteilung: Bei Copepoden wird der Wert durch hohe Präferenz, aber reduzierten Erfolg bestimmt, bei Daphnien dagegen durch geringe Präferenz, aber hohe Erfolgsquote.

Bei Elritzen (Abb. 25 - 26) ist dies nicht so, weil sie für Copepoden sowohl geringe Präferenz als auch geringe Erfolgsquote haben. Auch wenn bei ihnen jedes Schnappen nach Copepoden erfolgreich wäre, bliebe deren Mortalität während der ganzen Versuchszeit ganz unbedeutend gering. Die Berechnung zeigt die große Präferenz der Elritzen für Daphnien.

2. 2. 2. 6 Beziehung: Schnapprate - absolute Abundanz

Um zu klären, wie wichtig die Abundanz einer Futterart für das Präferenzverhalten der Fische ist, wurde die Korrelation zwischen Schnapprate und absoluter Abundanz berechnet. Diese Beziehung war für Forellen und Elritzen auf Daphnien bezogen positiv korreliert, bei

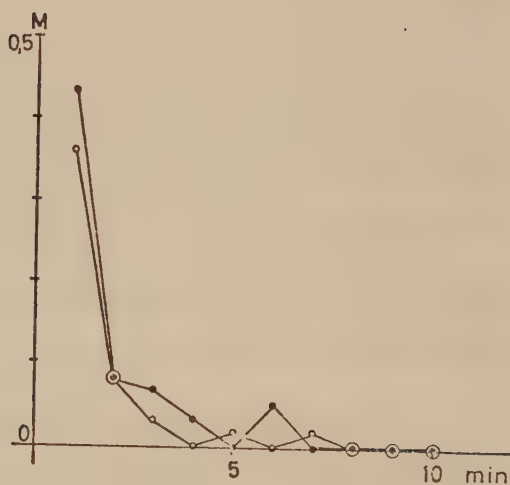
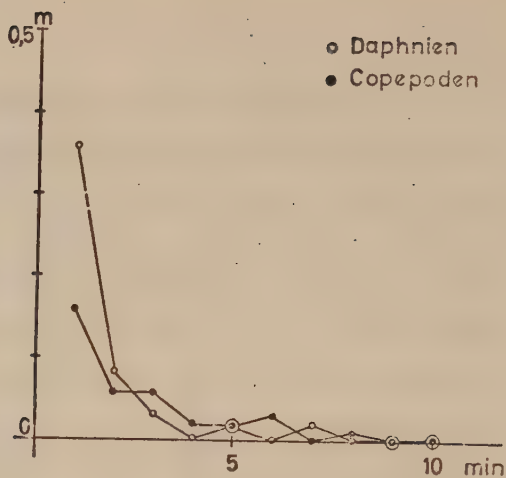


Abb. 23 - 24 Mortalitätsrate (m) und fiktive Mortalität (M) von Daphnien und Copepoden - hervorgerufen durch Forellen - in Abhängigkeit von der Versuchsdauer.

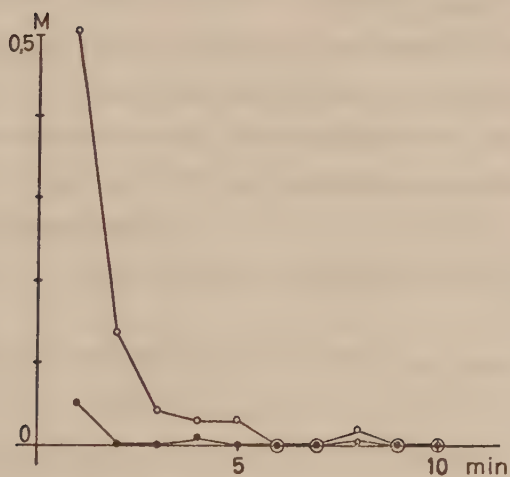
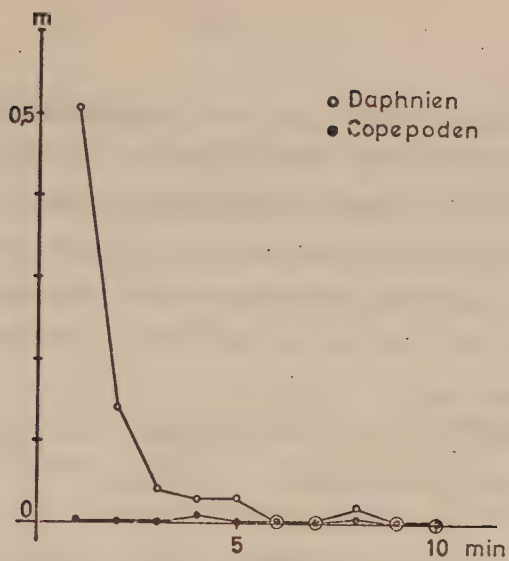


Abb. 25 - 26 Mortalitätsrate (m) und fiktive Mortalität (M) von Daphnien und Copepoden - hervorgerufen durch Elritzer - in Abhängigkeit von der Versuchsdauer.

Elritzen allerdings nicht signifikant (Forellen: $r = 0,35$, $N = 49$; Elritzen: $r = 0,17$, $N = 55$). Auf Copepoden bezogen waren diese beiden Größen sowohl bei Forellen als auch bei Elritzen signifikant negativ korreliert (Forellen: $r = - 0,29$, $N = 98$; Elritzen: $r = - 0,56$, $N = 74$). Nach Daphnien wurde umso häufiger geschnappt, je mehr sie in der Umgebung vorkamen, während die Fische mit steigender Häufigkeit von Copepoden nach diesen weniger schnappten.

2. 2. 2. 7 Beziehung: Schnapptrate - relative Abundanz

Die Korrelation zwischen Schnapptrate und relativer Abundanz brachte keine eindeutigen Werte. Eine signifikante Korrelation ergab sich nur für Forellen. Bei ihnen stieg die Schnapptrate für Daphnien bei sinkender relativer Abundanz der Daphnien ($r = - 0,35$, $N = 49$). Auch für Copepoden war diese Beziehung negativ, jedoch nicht signifikant. Bei Elritzen waren beide Korrelationen - auf Daphnien und auf Copepoden bezogen - positiv, aber keine von beiden war signifikant.

2. 2. 2. 8 Beziehung: Selektionskoeffizient - relative Abundanz

Die Korrelation zwischen dem Selektionskoeffizienten (Definition siehe Methoden Freiland) für Copepoden und der relativen Abundanz der Copepoden ist bei Forellen hoch signifikant ($r = 0,49$, $N = 81$). Mit steigender relativer Abundanz selektieren die Forellen

umso stärker nach Copepoden.

Die gleiche Untersuchung bei Elritzen, diesmal aber auf die von ihnen bevorzugten Daphnien bezogen, war nicht ganz so eindeutig, aber signifikant ($r = 0,28$, $N = 63$). Auch diese Beziehung war positiv; je mehr Daphnien vorhanden waren, umso mehr wurden sie gefressen.

2. 2. 2. 9 Partielle Korrelationsanalyse: Selektionskoeffizient - relative Abundanz - Zeit

Um den Zeitfaktor auszuschalten und dadurch die Rolle der relativen Abundanz noch besser zu erkennen, wurde eine partielle Korrelationsanalyse mit drei Variablen - Selektionskoeffizient, relative Abundanz und Zeit - durchgeführt. Bei den Forellen war das Ergebnis wieder signifikant ($r_{ma.t} = 0,37$, $N = 81$), wenn auch niedriger als das vorige. Das Ergebnis sagt also, daß die Forellen auch unabhängig von der Zeit während des Versuchs umso mehr Copepoden fraßen, je stärker diese in der Umgebung vertreten waren.

Für Elritzen war das Ergebnis der partiellen Korrelationsanalyse nicht signifikant ($r_{ma.t} = 0,1$, $N = 63$). Wie bei den Forellen sinkt auch hier nach Eliminierung des Zeitfaktors der r - Wert. Dadurch ist es nicht nachweisbar, daß Elritzen Daphnien umso häufiger auswählen, je größer deren relative Abundanz ist.

2. 2. 2. 10 Beziehung: Selektionskoeffizient - absolute Abundanz

Um zu sehen, ob der Einfluß der absoluten Abundanz verschieden ist von dem der relativen Abundanz, wurde auch diese Korrelation berechnet. Auf Copepoden bezogen ist sie für Forellen signifikant negativ ($r = - 0,40$, $N = 100$). Dies ist mit der Verstärkung der Präferenz nach den ersten drei Minuten erklärbar. Bei Elritzen ließ sich keine Korrelation nachweisen ($r = - 0,06$, $N = 100$).

Auf Daphnien bezogen ist die Beziehung sowohl bei Forellen als auch bei Elritzen positiv signifikant (Forellen: $r = 0,37$, $N = 100$; Elritzen: $r = 0,39$, $N = 59$). Je häufiger Daphnien in der Umgebung vertreten sind, desto stärker werden sie von Forellen und Elritzen selektiert.

2. 2. 2. 11 Partielle Korrelationsanalyse: Selektionskoeffizient - absolute Abundanz - Zeit

Um die Wechselwirkung zwischen Selektionskoeffizient und absoluter Abundanz ohne den Störfaktor Zeit zu untersuchen, wurde wieder eine partielle Korrelationsanalyse mit den drei variablen Größen Selektionskoeffizient, absolute Abundanz und Zeit durchgeführt. Das Ergebnis brachte für Forellen in Übereinstimmung mit der vorigen Untersuchung eine signifikante negative Korrelation ($r_{MA,t} = - 0,26$, $N = 100$). Der Selektionskoeffizient für Copepoden stieg also bei sinkender absoluter Abundanz.

Elritzen dagegen reagierten positiv auf steigende absolute Abundanz. Bei ihnen stieg der Selektionskoeffizient für Copepoden mit höherer Abundanz ($r_{mA.t} = 0,23$, $N = 100$). Je häufiger die Copepoden in der Umgebung vertreten sind, desto stärker werden sie von Elritzen selektiert.

Auf Daphnien bezogen war diese Korrelation sowohl für Forellen als auch für Elritzen positiv, signifikant aber nur für Elritzen ($r_{mA.t} = 0,26$, $N = 100$). Forellen und Elritzen selektieren Daphnien umso häufiger, je höher deren absolute Abundanz ist.

Alle Ergebnisse stehen im Einklang mit den vorigen, diese waren also nicht wesentlich von der Zeit beeinflusst.

2. 2. 2. 12 Zusammenfassung der Ergebnisse

Auch bei dieser Versuchsreihe fraßen die Forellen mehr Copepoden, die Elritzen mehr Daphnien. Dieses Freßverhalten wird durch die starke Präferenz, die Forellen für Copepoden, Elritzen aber für Daphnien besitzen, bewirkt. Das wurde durch die Untersuchung der Schnappraten nachgewiesen.

Die Erfolgchance, eine Daphnie zu fangen, war bei beiden Fischarten fast 100 Prozent. Für Copepoden lag die Erfolgchance wesentlich niedriger und war bei Forellen doppelt so hoch wie bei Elritzen. Die Korrelation zwischen Selektionskoeffizienten und relativer Abundanz auf Copepoden bezogen war für Forellen positiv; für Elritzen ließ sich keine Beziehung nachweisen. Die Beziehung

zwischen Selektionskoeffizient und absoluter Abundanz war auch positiv, nur Forellen reagierten negativ auf steigende Abundanz von Copepoden.

2. 2. 3 Vergleich der beiden Versuchsserien

Übereinstimmend in beiden Versuchsreihen fraßen die Forellen mehr Copepoden, die Elritzen mehr Daphnien. Während bei den ersten Versuchen nur diese Tatsache festgestellt werden konnte, brachte die zweite Versuchsserie Klarheit darüber, warum die Fische dies tun. Die Untersuchung der Schnapprate verdeutlichte die Präferenz, die Forellen für Copepoden, Elritzen für Daphnien besitzen. Als die Erfolgchance für das Fangen von Copepoden gemessen wurde, ergab sich, daß diese bei den Forellen doppelt so hoch liegt wie bei den Elritzen. Schnapprate und Erfolgchance führten zu dem beobachteten Freßverhalten.

Bei beiden Versuchsreihen sank die Mortalität der Beutetiere ausgehend von einem anfänglichen Maximum im Laufe der Versuchszeit stark ab. Möglicherweise läßt sich dies so erklären: Bei sinkender Abundanz der Beutetiere wird die Chance des Räubers, auf eines zu stoßen, immer geringer und sinkt fast auf den Nullpunkt, wenn nur noch ein bis zwei Beutetiere im Glas vorhanden sind. Es geschieht nun recht häufig, daß der Fisch nur einen Teil des Becherglases absucht und zum Beispiel den Boden überhaupt nicht beachtet. Dadurch würde die Mortalitätsrate am Ende stark absinken. Für diese Möglichkeit spricht eventuell auch das abundanzabhängige Fressen der Fische, das bei beiden Versuchsreihen gefunden wurde: Je häufiger eine Beuteart war, desto größer war die Mortalitäts-

rate.

Ein einziger gravierender Unterschied besteht zwischen den beiden Versuchsreihen: Im Gegensatz zur ersten Versuchsserie fraßen die Forellen während der zweiten anfangs mehr Daphnien als Copepoden. Das mag daran liegen, daß die hungrigen, bisher nur an Kunstfutter gewöhnten Jungforellen zunächst in verstärktem Maße die leicht erreichbaren Daphnien wählten. Die Schnappraten der Forellen nach Copepoden waren allerdings auch in den ersten Minuten höher als die nach Daphnien.

So zeigen beide Versuchsreihen insgesamt eine gute Übereinstimmung und ergänzen einander.

3. Freilandversuche

3. 1 Material und Methoden

3. 1. 1 Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen im Freiland wurden in zwei Seen der Seeoner Seenplatte - Klosterseeon, nördlich vom Chiemsee - durchgeführt, im Brunnsee und im Klostersee.

Die Seen sind durch ihre unterschiedliche Phytoplanktondichte charakterisiert. Die Phytoplanktondichte des Brunnsees betrug im August 1973 500 - 1000 mg Frischgewicht / m³, die des Klostersees dagegen 1000 - 2000 mg Frischgewicht / m³ (Amann 1974).

Auf Grund der höheren Phytoplanktondichte im Klostersee ist dort auch die Zooplanktondichte viel höher als im Brunnsee (Abb. 27). Diese Dichteverhältnisse spiegeln den unterschiedlichen Trophiegrad der Seen wider.

In ihrer Planktonzusammensetzung sind die beiden Seen sehr ähnlich. An den für diese Arbeit wichtigen Cladocerenarten sind vorhanden (Abb. 28) : *Daphnia longispina* (O. F. Müller) - nur im Brunnsee - , *Daphnia hyalina* (Leydig), *Daphnia galeata* (G. O. Sars), *Daphnia cucullata* (G. O. Sars) - alle drei nur im Klostersee -, *Ceriodaphnia pulchella* (G. O. Sars), *Bosmina longirostris* (Lilljeborg), *Diaphanosoma brachyurum* (Lieven), *Sida crystallina* (O. F. Müller), *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller).

Da sich *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* wegen ihrer geringen Merkmalsverschiedenheit im Fischdarm

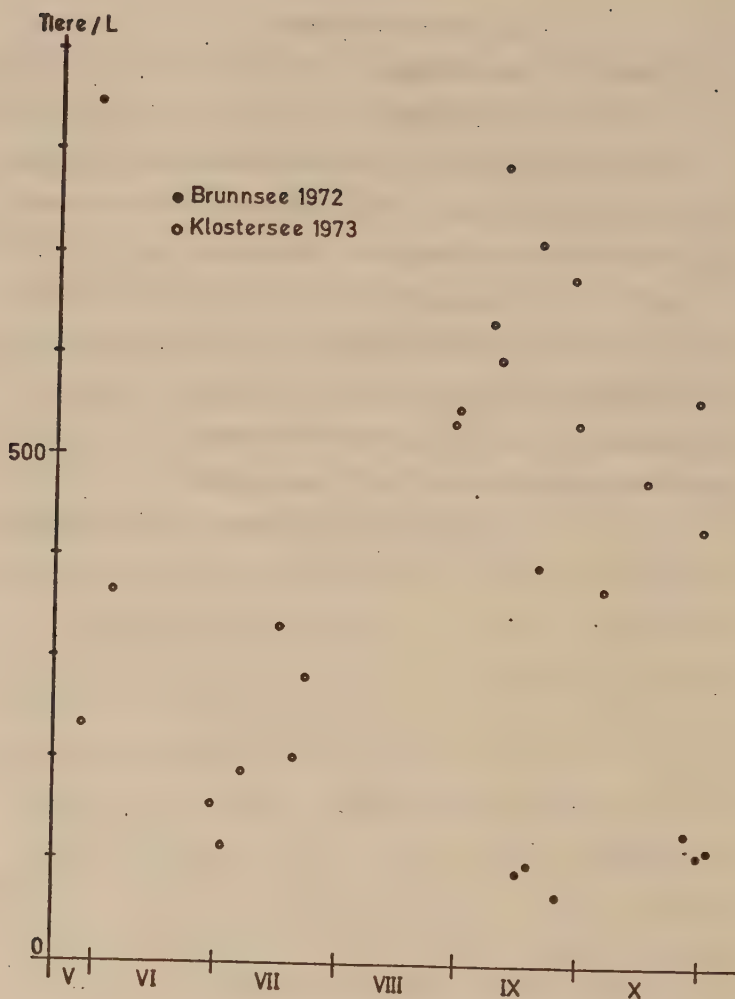


Abb. 27 Zooplanktondichte (Tiere / L) im Brunnsee und Klostersee während der Versuchsdauer.

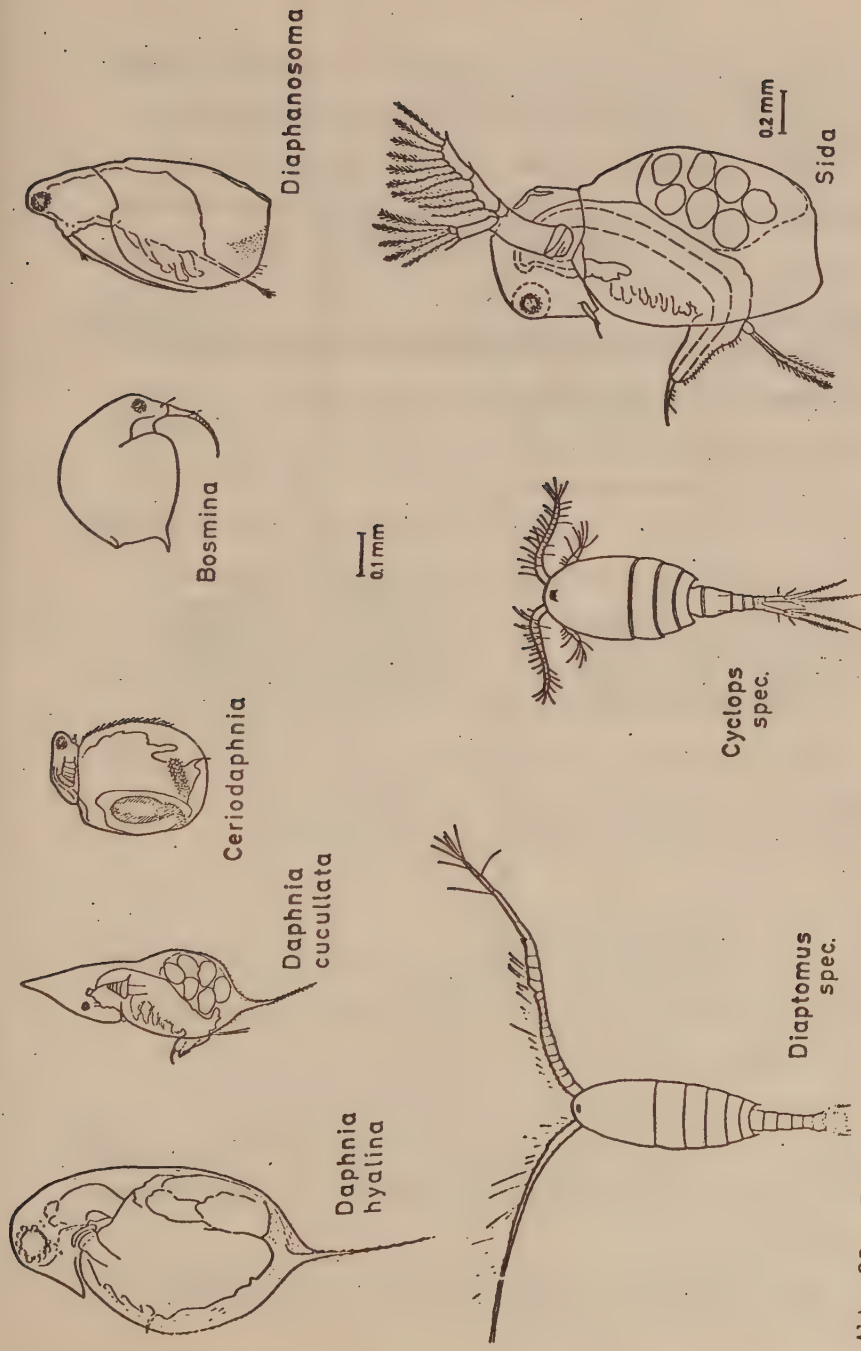


Abb. 29 Die wichtigen Zooplanktonarten im Brunnsee und im Klostersee (adulte Tiere)

nicht unterscheiden lassen, wurden sie in dieser Arbeit unter der Bezeichnung *Daphnia hyalina* zusammengefaßt.

Junge Individuen der Gattung *Sida* ließen sich im Fischdarm nicht eindeutig von der Gattung *Diaphanosoma* trennen. Deshalb wurden auch diese beiden Arten zusammengefaßt.

Im Brunnsee war *Sida* viel häufiger vertreten als *Diaphanosoma*. Das Verhältnis zwischen beiden betrug dort im Herbst 1972, während die Versuche durchgeführt wurden, konstant etwa 75 : 25 Prozent. Der Anteil von *Sida* im Klostersee war viel geringer und machte höchstens ein Prozent der Gesamtzahl von *Sida* und *Diaphanosoma* aus.

3. 1. 2 Untersuchungszeitraum

Die Untersuchungen im Freiland wurden in den Monaten September bis November 1972 (Brunnsee) und von Mai bis Oktober 1973 (Klostersee) durchgeführt.

3. 1. 3 Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau (Abb. 29) bestand aus einer im Wasser verankerten Boje, an der an einer Querstange zwei Käfige (Größe: 70 x 70 x 40 cm) aus Maschen- draht in zwei Meter Tiefe hingen. Die Maschenweite - 0,5 cm - war kleiner als die eingesetzten Fische, stellte aber für die Planktonorganismen im See kein Hindernis dar.

Dies wurde in mehreren Versuchen getestet (Abb. 30 -

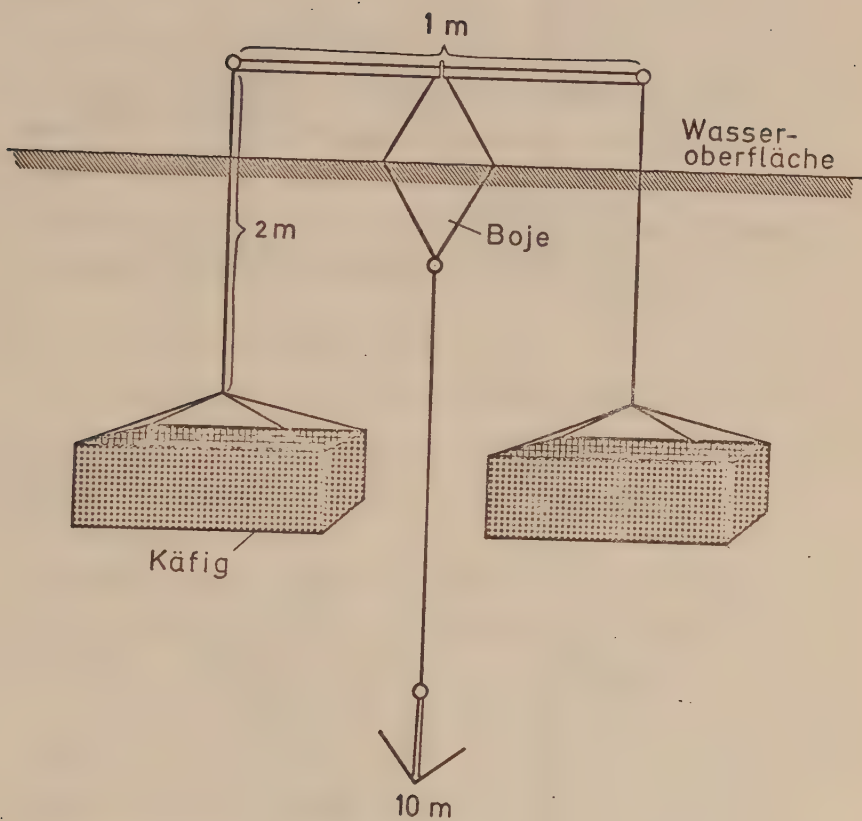


Abb. 29 Versuchsaufbau der Freilandexperimente.

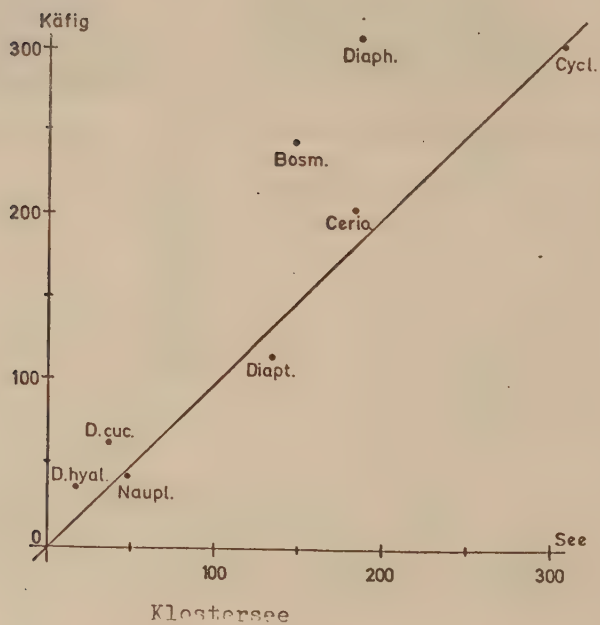
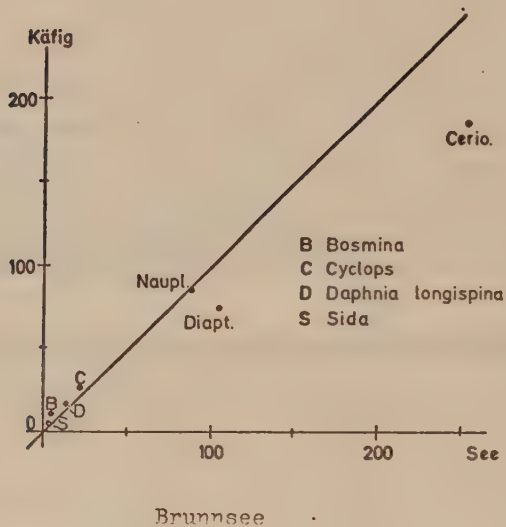


Abb. 30 - 31 Vergleich von Zooplankton im Käfig und im See. Aufgetragen wurde jeweils die Anzahl der Tiere in 40 Liter Wasser.

31). Dabei wurden fünfzehn Minuten nach Herunterlassen des Käfigs direkt aus der Käfigmitte und unmittelbar neben dem Käfig je 40 Liter Wasser gepumpt. Da der Käfig 196 Liter Wasser umfaßt, konnte bei einer Menge von 40 Litern kein durch den Sog in den Käfig gelangtes Seewasser Fehler verursachen, zumal die Leistung der Pumpe sehr gering war (etwa 10 Liter / Minute). Die Abbildungen zeigen, daß die Zooplanktondichte im Käfig im wesentlichen der Dichte im See entspricht.

3. 1. 4 Versuchstiere

Als Versuchstier wurde die Elritze gewählt. Eine Schwierigkeit ergab sich dabei: Den Cypriniden fehlt ein echter Magen. Dafür sind Mittel- und Enddarm besonders gut ausgebildet und übernehmen die Funktion des Magens. Da die Nahrung im Enddarm bereits stark zersetzt ist, wurde bei allen Experimenten nur der Inhalt von Speiseröhre und Mitteldarm untersucht.

Die für die Untersuchungen benötigten Elritzen stammten aus der Münchner Tierhandlung Ried und wurden bis zum Versuch in 40-Liter-Aquarien im Labor gehalten. Gefüttert wurden sie in dieser Zeit mit Tetramin. Sie waren zwischen vier und acht Centimeter lang.

Für den Brunnsee wurden die Ergebnisse von 47 Fischen in Kurzzeitversuchen und von 15 Fischen in Langzeitversuchen ausgewertet (siehe Seite 29 - 30). Im Klostersee wurden 80 Fische bei Kurzzeitversuchen und 16 bei Langzeitversuchen getestet.

Fische, die nur Phytoplankton oder weniger als drei Zooplanktonindividuen im Darm hatten, wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt. Der Prozentsatz dieser Fische lag im Brunnsee bei sechs, im Klostersee bei 41 Prozent.

3. 1. 5 Versuchstypen

3. 1. 5. 1 Kurzzeitversuche

Beim Kurzzeitversuch sah der Versuchsablauf folgendermaßen aus: Nachdem die Fische im Labor 72 Stunden gehungert hatten, wurden je vier in einen Käfig eingesetzt, langsam in den See hinabgelassen und dann zwei Stunden lang zur ungestörten Nahrungsaufnahme im See belassen. Eine viertel Stunde vorher waren Boje und Käfige gründlich abgescheuert worden, um Fehlerquellen durch das Ansetzen von Planktonindividuen zu vermeiden.

Während der zwei Stunden wurden einmal neben der Boje - maximaler Abstand 0,5 m - Beleuchtungsstärke in Lux an der Wasseroberfläche, Sichttiefe (mit einer Secchischeibe) und Wassertemperatur gemessen und alle halbe Stunde drei Planktonproben von jeweils zehn Liter Wasser aus der Käfigtiefe durch Pumpen entnommen.

Nach Ablauf der Versuchszeit wurde den Fischen sofort der Darmtrakt entfernt und fixiert. Als Fixierungsmittel diente ein Formol-Zucker-Gemisch modifiziert nach Haney (1973): Zucker wird in gleicher Gewichtsmenge Wasser gelöst und mit gleichem Volumen 40prozentigen Formols gemischt.

Um mögliche tagesrhythmische Faktoren auszuschließen und die Ergebnisse vergleichen zu können, fanden alle Versuche zwischen 14⁰⁰ und 17⁰⁰ Uhr statt.

3. 1. 5. 2 Langzeitversuche

Bei den Langzeitversuchen wurden die Fische bereits zwei Tage vor dem eigentlichen Versuch in die Käfige eingesetzt. Sie konnten sich während dieser Zeit im See akklimatisieren und sich an das verschiedenartige Futter gewöhnen. Der weitere Verlauf der Langzeitversuche war den Kurzzeitversuchen analog.

3. 1. 6 Ausgezähltes Zooplankton

Nach folgenden Zooplanktonarten wurden die Wasserproben beider Seen ausgezählt:

Daphnia longispina
Daphnia hyalina
Daphnia galeata
Daphnia cucullata
Ceriodaphnia pulchella
Bosmina longirostris
Diaphanosoma brachyurum
Sida crystallina
Chydorus sphaericus
Diaptomus spec.
Cyclops spec.
Nauplien

Alle diese Arten können als potentielle Futterarten der Fische betrachtet werden.

3. 1. 7 Berechnete Größen

Aus den durch Auszählung des Planktons im See und im Darm gewonnenen Werten wurden folgende Größen berechnet:

1. Plankton / Liter im See
2. Prozentualer Anteil einer Art oder Arten-
gruppe am Gesamtplankton des Sees, bzw. im
Darm
3. Selektionskoeffizient nach Ivlev, modifiziert
von Jacobs

Dieser modifizierte Selektionskoeffizient wurde gewählt, weil der von Ivlev gebrauchte nicht nur auf dem Ausmaß der Selektion beruht, sondern auch auf der relativen Abundanz des Futtertyps in der Umgebung. In dieser Arbeit sollen aber Futterarten verschiedener relativer Häufigkeiten miteinander verglichen werden. Der von Jacobs (1974) modifizierte Koeffizient ist unabhängig von der relativen Abundanz einer Art. Seine Formel lautet:

$$D = \frac{r - p}{r + p - 2rp}$$

Dabei bedeutet r: Anteil einer Art im Darm

p: Anteil einer Art im See

D: Selektionskoeffizient

3. 2 Ergebnisse

Obwohl die Elritzen im Labor längere Zeit nur mit Teträmin gefüttert worden waren, fraß die Mehrzahl der untersuchten Fische im See doch das dort auftretende Zooplankton. Sieht man von einigen selten vorkommenden individuellen Bevorzugungen ab (siehe Ergebnisse Klostersee), reagierten die Fische eines Versuchs sehr einheitlich auf das Planktonangebot.

Die Dichte der für die Fische wichtigen Futterarten war im jahreszeitlichen Verlauf ziemlichen Schwankungen ausgesetzt (Abb. 27). Im Brunnsee dominierte unter den Cladoceren *Ceriodaphnia*; erst Ende Oktober nahm, deren Populationsdichte stark ab, während die von *Daphnia longispina* schnell anstieg.

Im Klostersee schwankte die Dichte der potentiellen Futterarten besonders stark. Dies ist vor allem auf den großen Populationsanstieg von *Ceriodaphnia* im August zurückzuführen. *Daphnia hyalina* blieb zahlenmäßig über den ganzen Versuchszeitraum etwa konstant, war aber relativ zu den anderen Cladocerenarten gesehen im Frühsommer dominant, während im Spätsommer und Herbst *Ceriodaphnia* die beherrschende Art war. Im August waren die wichtigsten Futterarten prozentual etwa gleich stark im See vertreten.

Die Fraßrate der Fische schwankte um einen Wert von ca. 30 - 40 gefressenen Planktonindividuen, wobei aber auch Fraßraten von über 100 Cladoceren auftreten konnten.

Temperatur- und Lichteinflüsse

Obwohl die Temperaturmessungen in zwei Meter Tiefe den großen Bereich von $8 - 21^{\circ}\text{C}$ umschließen (Abb. 32), hatten diese Temperaturveränderungen doch keinen nachweislichen Einfluß auf die Freßrate der Fische: Eine Korrelation der Anzahl der gefressenen Planktonindividuen und der Temperatur ergab keinen Nachweis für Abhängigkeit (Brunnsee: $r = 0,19$, $N = 48$; Klostersee: $r = -0,06$, $N = 80$).

Anders verhielt es sich mit den Lichtmessungen (Tab. III). Gemessen wurde jeweils die Helligkeit an der Wasseroberfläche und mit einer Secchischeibe die Sichttiefe, die in den Versuchsmonaten nahezu konstant blieb - 3,5 bis 4,5 Meter. Die spektrale Energieverteilung wurde einmal gemessen (Amann 1974). In zwei Meter Tiefe beträgt die Energie im Brunnsee noch etwas über 40 Prozent des Oberflächenwertes, im Klostersee noch 25 Prozent.

Hier konnte für den Klostersee eine signifikante positive Korrelation zwischen der Anzahl der gefressenen Planktonindividuen und der Beleuchtungsstärke festgestellt werden ($r = 0,29$, $N = 80$). Die Freßrate stieg also mit zunehmender Beleuchtungsstärke.

Für den Brunnsee war diese Korrelation nicht signifikant ($r = 0,03$, $N = 48$).

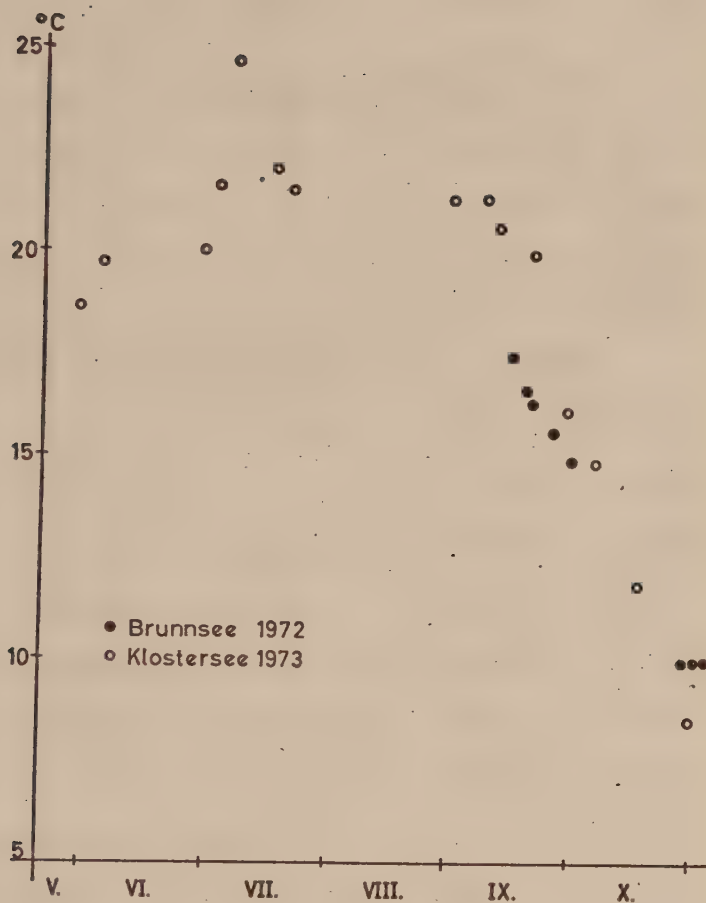


Abb. 32 Wassertemperatur in 2 Meter Tiefe im Brunnsee und im Klostersee während der Versuchsdauer.

Datum	Bel.-Stärk. (Lux)	Datum	Bel.-Stärk. (Lux)
15. 9.	8 800	30. 10.	8 000
18. 9.	33 000	1. 11.	25 000
20. 9.	8 000	2. 11.	35 000
25. 9.	40 000	4. 11.	30 000
28. 10.	3 000		

Brunnsee Beleuchtungsstärke an der Wasser-
oberfläche in Lux 1972

Datum	Bel.-Stärk.	Datum	Bel.-Stärk.
27. 5.	70 000	30. 8.	30 000
1. 6.	40 000	8. 9.	65 000
4. 6.	70 000	11. 9.	48 000
28. 6.	70 000	12. 9.	60 000
2. 7.	70 000	20. 9.	60 000
6. 7.	55 000	28. 9.	55 000
16. 7.	65 000	1. 10.	9 500
19. 7.	30 000	6. 10.	40 000
22. 7.	18 000	17. 10.	10 000
29. 8.	33 000	29. 10.	25 000

Klostersee Beleuchtungsstärke an der
Wasseroberfläche in Lux 1973

3. 2. 1 Brunnsee

3. 2. 1. 1 Kurzzeitversuche

Bei allen 47 im Kurzzeitexperiment untersuchten Fischen wurden Copepoden fast überhaupt nicht gefunden, obwohl gerade *Diaptomus* im Herbst über 50 Prozent des Zooplanktons ausmachte (Abb. 33). Dies steht im Einklang mit den Laborversuchen. Unter den Cladoceren wurde *Ceriodaphnia*, die im Plankton ebenfalls stark vertreten war, nur sehr vereinzelt gefressen. Ihr Selektionskoeffizient betrug durchschnittlich - 0,9. Die Reihenfolge der wichtigsten Futterarten im Brunnsee zeigt die Abbildung 34.

Die Fische selektierten im Brunnsee eindeutig eine Art: *Sida crystallina*. *Sida* ist im Brunnsee die größte Art, die zweitgrößte ist *Daphnia longispina*, die in der Größe der *Daphnia hyalina* des Klostersees entspricht (Abb. 28). Erst als die Häufigkeit von *Sida* im November stark zurückging und gleichzeitig die von *Daphnia* von 10 auf 26 Prozent anstieg, wurde auch *Daphnia* zu einem größeren Prozentsatz gefressen.

Abbildung 35 zeigt die Beziehung zwischen relativer Abundanz im See und im Magen für *Sida* und *Daphnia longispina*. Es ist auffallend, daß auch bei äußerst geringer Abundanz im See - 0,5 Prozent - *Sida* zu einem sehr hohen Prozentsatz gefressen wird. Eine Korrelation zwischen relativer Abundanz im See und im Magen ergab trotzdem eine positive Abhängigkeit beider Größen ($r = 0,32$, $n = 62$).

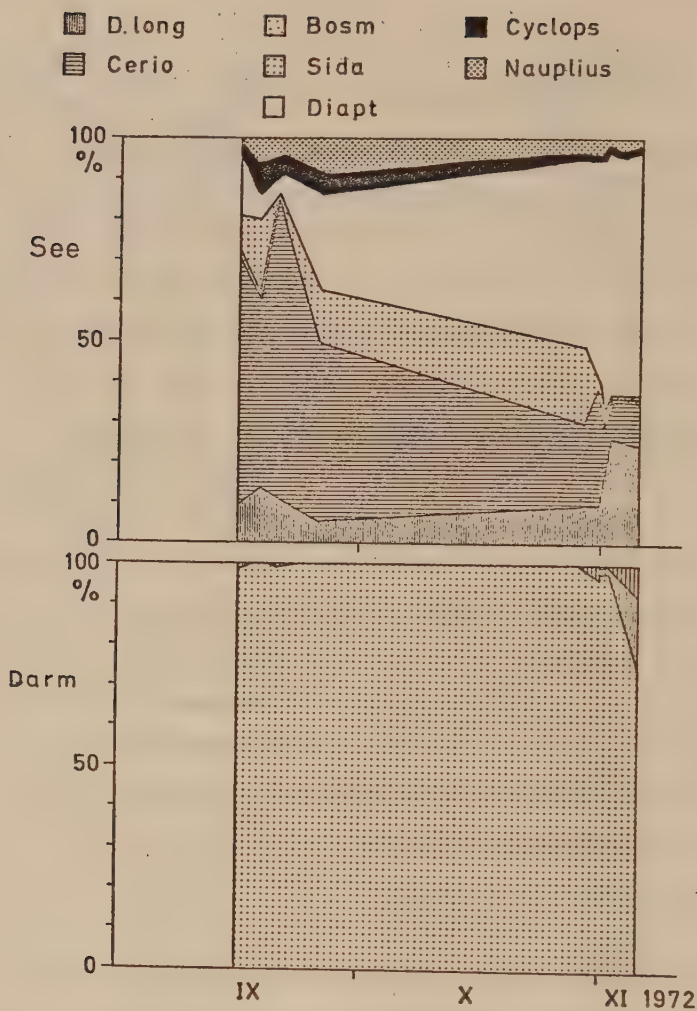


Abb. 33 Brunensee: Durchschnittliche Anzahl der wichtigen Zooplanktonarten im See und im Darm der Fische während des Versuchszeitraumes.

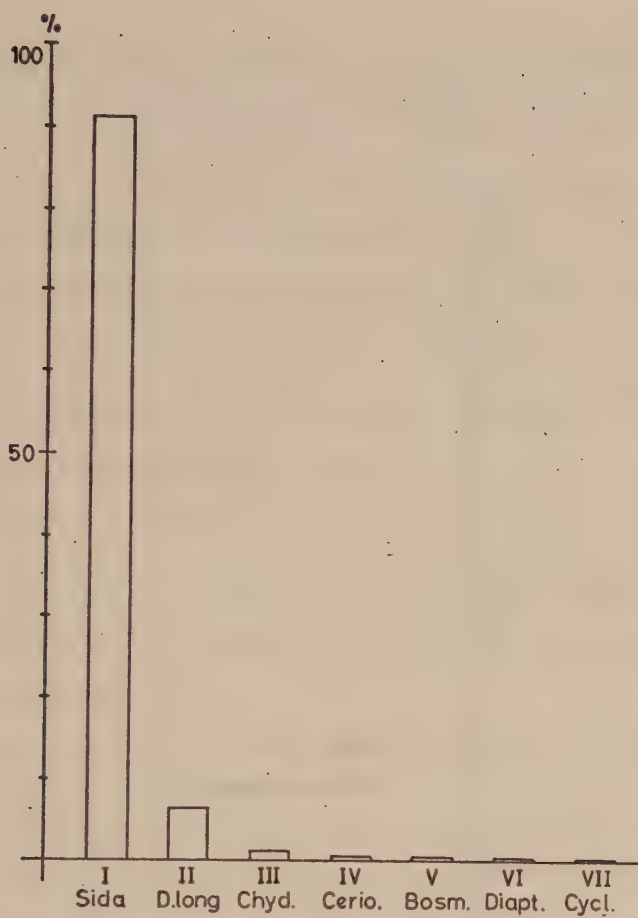
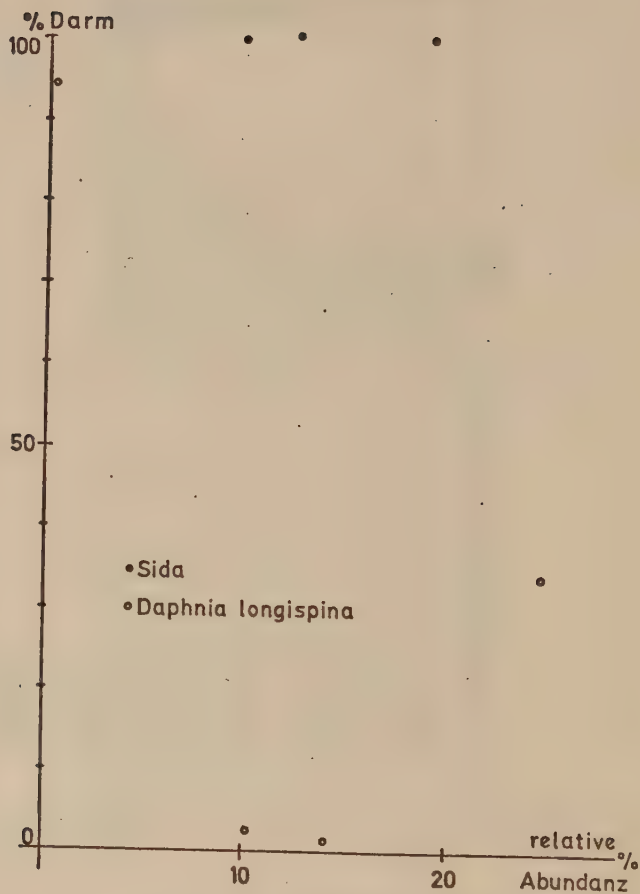


Abb. 34 Brunensee: Die wichtigsten Futterarten



Daphnia longispina dagegen wird erst bei steigender Abundanz im See und beim Fehlen von *Sida* gefressen. Die Korrelation ist hochsignifikant ($r = 0,76$, $N = 15$). *Ceriodaphnia* wird auch dann nicht häufiger gefressen, wenn ihre Abundanz im See ansteigt ($r = 0,14$, $N = 12$).

Eine Korrelationsberechnung zwischen relativer Abundanz und dem Selektionskoeffizienten für *Sida* ergab keine signifikante Korrelation ($r = -0,08$, $N = 47$). *Sida* wird unabhängig von der relativen Abundanz mit hoher Bevorzugung gefressen (Abb. 36).

Die gleiche Berechnung für *Daphnia longispina* ergab den eindeutigen Nachweis von Abundanzabhängigkeit ($r = 0,83$, $N = 15$). Je mehr Daphnien in der Umgebung vorhanden waren, umso stärker wurden sie von den Fischen selektiert (Abb. 37).

Ein Vergleich der im Käfig vorhandenen Individuen von *Sida* mit der Anzahl der gefressenen ergab Folgendes (Tab. IV): Bei den ersten Versuchen wurden meist weniger *Sidas* gefressen, als theoretisch im Käfig vorhanden waren. Im November allerdings wurde *Sida* sehr selten im See. Die Fische fraßen nun wesentlich mehr *Sidas* als im Käfig durchschnittlich zu erwarten waren.

Eine Erklärungsmöglichkeit dafür ist, daß während der Freßzeit ein ständiger Austausch mit der Umgebung stattfand. Am 4. 11. zum Beispiel wurden in den Käfigen zusammen 107 *Sidas* gefressen. Theoretisch wären zu diesem Zeitpunkt in jedem der beiden Käfige 18 *Sidas* vorhanden gewesen. Das heißt, daß während der zwei Versuchs-

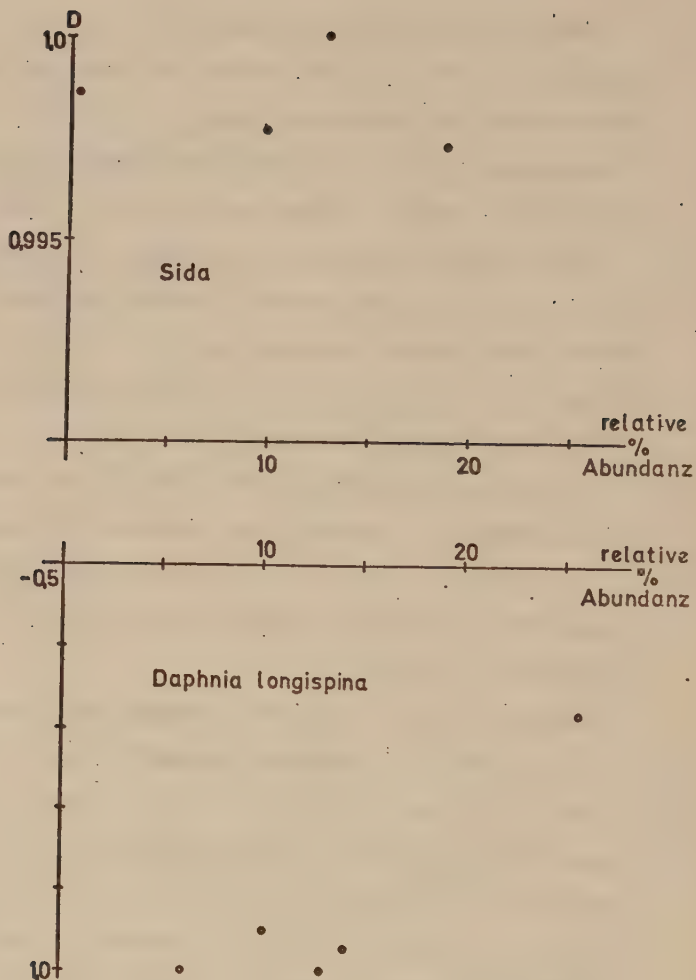


Abb. 36 - 37 Brunnsee: Die Beziehung zwischen Selektionskoeffizient (D) und relativer Abundanz im See der Arten *Sida* und *Daphnia longispina*.

Brunnsee

Im Käfig theoretisch vorhandene und in den beiden Käfigen
gefressene Anzahl von Sida

Datum	Sida / Käfig	gefressene Zahl von Sida
		in 2 Käfigen
15. 9.	178	65
18. 9.	363	202
20. 9.	44	936
25. 9.	168	482
28. 10.	482	271
30. 10.	13	154
1. 11.	10	170
2. 11.	3	121
4. 11.	15	107

Tabelle IV

stunden das Wasser in den Käfigen mindestens viermal ausgetauscht worden sein muß. Auch Planktonaggregationen wären in diesem Zusammenhang denkbar.

3. 2. 1. 2 Langzeitversuche

Im Brunnsee wurden drei Langzeitexperimente durchgeführt (Abb. 38), je einer im September, Oktober und November. Obwohl die Tiere dieser Versuche zwei Tage lang Zeit gehabt hatten, sich an das unterschiedliche Plankton des Sees zu gewöhnen, sind die Ergebnisse dieser Versuche nicht wesentlich von denen der Kurzzeitversuche verschieden: Im September und Oktober war *Sida* mit einem Anteil von 95 - 100 Prozent die bevorzugte Futterart (Abb. 39). Ein Fisch aus dem Oktoberversuch hatte eine Vorliebe für *Ceriodaphnia* entwickelt, die sich zu 20 Prozent in seinem Darm fand.

Im Einklang mit den Ergebnissen der Kurzzeitversuche unterscheidet sich der Novemberversuch von den vorigen. Zu diesem Zeitpunkt war *Sida* im See nicht mehr nachweisbar. Trotzdem betrug ihr Anteil am Gesamtplankton im Darm noch etwa 30 Prozent. Der Anteil von *Daphnia longispina* im Darm stieg im November auf 57 Prozent.

Erstaunlich ist der hohe Anteil - ca. 10 Prozent - von Chydoriden im Darm der Tiere. Im See waren sie nur zu 0,6 Prozent vertreten. Sie wurden also, ebenso wie *Sida*, stark selektiv gefressen.

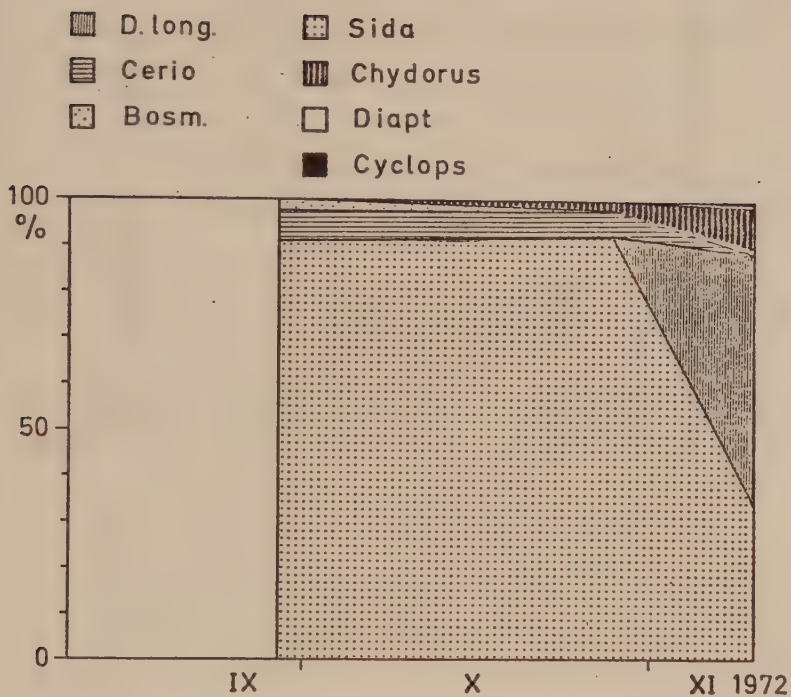


Abb. 38 Brunnsee

Langzeitversuche: Durchschnittlicher prozentualer Anteil der wichtigen Zooplanktonarten im Darm der Fische während des Versuchszeitraumes.

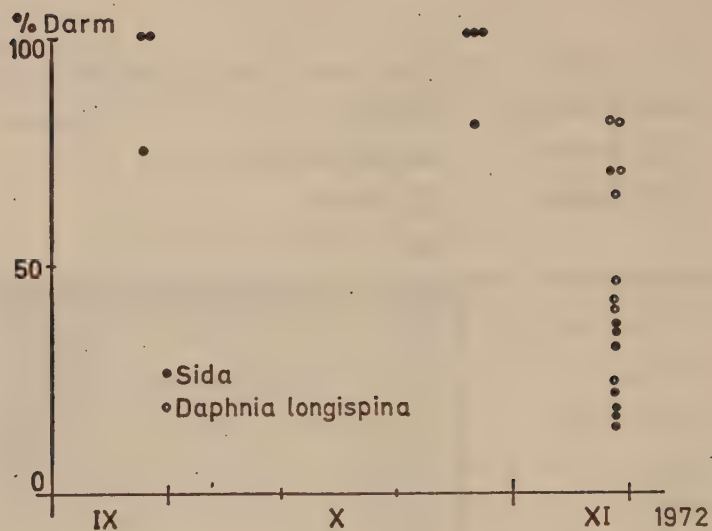


Abb. 39 Brunensee

Langzeitversuche: Prozentualer Anteil am Darminhalt von *Sida* und *Daphnia longispina* während des Versuchszeitraumes.

3. 2. 2 Klostersee

Im Einklang mit den Ergebnissen vom Brunnsee wurden auch im Klostersee fast keine Copepoden sondern nur Cladoceren gefressen.

Doch verhielten sich die Elritzen im eutrophen Klostersee dem Nahrungsangebot gegenüber viel differenzierter. Eindeutige Bevorzugung einer Art ließ sich nicht feststellen.

Ein hoher Prozentsatz - 41 Prozent - ernährte sich ausschließlich von dem massenweise auftretenden Phytoplankton. Microcystis, Oscillatorien und Jochalgen konnten im Darm unterschieden werden. Außerdem fand sich bei ihnen viel Detritus. Bei den Auswertungen wurden diese Fische nicht berücksichtigt.

Bei den ausgewerteten Versuchsfischen wurden bis zu fünf Cladocerenarten im Darm gefunden: *Daphnia hyalina*, *Daphnia cucullata*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris* und *Diaphanosoma brachyurum*. Unter diesen kommt *Daphnia cucullata* zahlenmäßig die geringste Bedeutung zu. Alle anderen wurden zumindest einige Male zu nahe hundert Prozent gefressen.

Die beiden wichtigsten Futterarten im Klostersee sind *Daphnia hyalina* und *Ceriodaphnia* (Abb. 40). Sie machen zusammen im Durchschnitt 66 Prozent des Darminhalts aus. Entsprechend dem jahreszeitlichen Angebot im See löst im Laufe des Jahres eine Art die andere ab. Besonders deutlich wird dies, wenn man die Versuchszeit

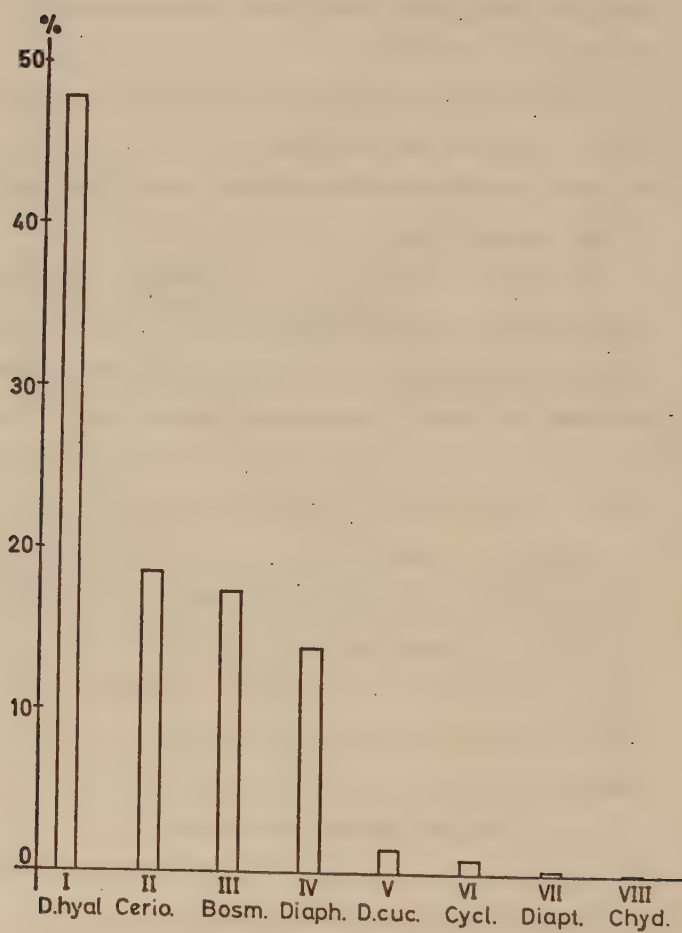


Abb. 40 Die wichtigsten Futterarten im Klostersee.

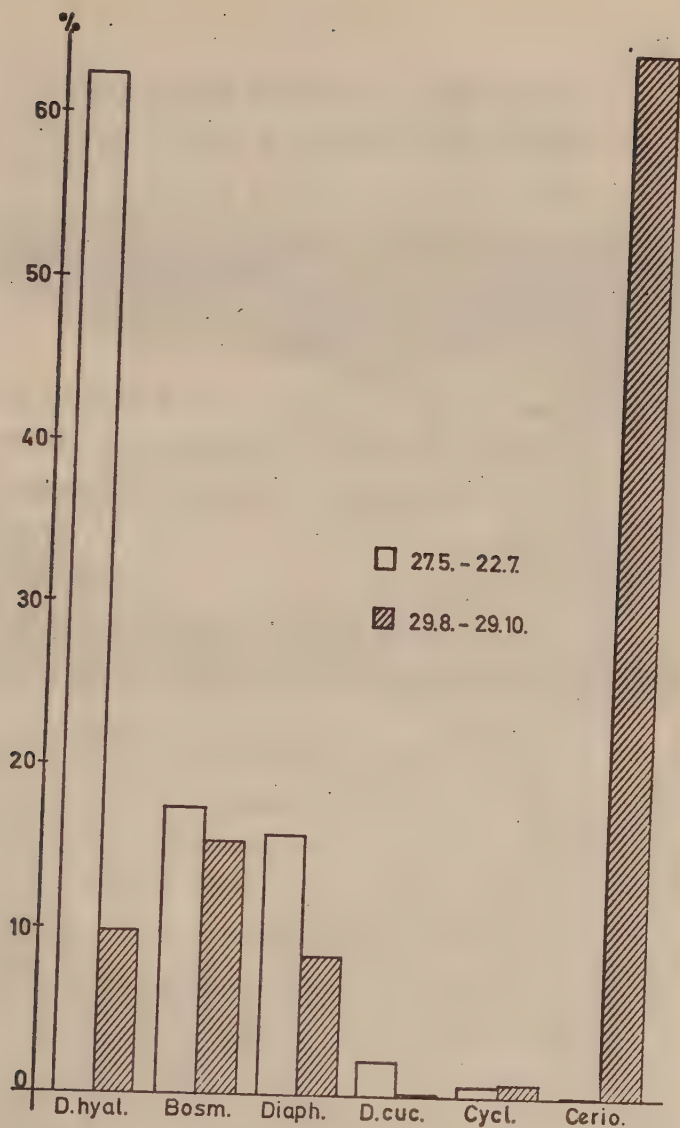


Abb. 41 Die wichtigsten Futterarten im Klostersee.
Der Versuchszeitraum wurde in zwei Hälften geteilt.,

in zwei Hälften teilt. Bis August dominiert ganz eindeutig *Daphnia hyalina*, danach *Ceriodaphnia* (Abb. 41).

Eine Übersicht über das Angebot im See und die zu gleicher Zeit im Darm der Fische gefundenen Cladoceren gibt die Abbildung 42.

3. 2. 2. 1 Individuelle Präferenz

Bei einigen Versuchen wurde deutlich, daß die Elritzen auch eine individuelle Präferenz für bestimmte Futterarten zeigen können. So fraßen zum Beispiel am 2. 7. 1973 vier Tiere zu 90 bis 100 Prozent *Diaphanosoma*, während zwei Fische zu über 90 Prozent *Bosmina* bevorzugten und einer sich je zur Hälfte von *Diaphanosoma* und *Daphnia hyalina* ernährte.

3. 2. 2. 2 Beziehung: Abundanz im See - Abundanz im Darm

Bei allen oben genannten Cladocerenarten besteht eine signifikante Korrelation zwischen der relativen Abundanz einer Art im See und der Abundanz der gleichen Art im Darm der Fische (Tab. V, Abb. 43). Eine Ausnahme davon macht nur *Diaphanosoma*.

3. 2. 2. 3 Selektionskoeffizient

Ein wichtiger Index für das Präferenzverhalten der Fische ist der Selektionskoeffizient. Für *Daphnia hyalina* und *Ceriodaphnia* war er bei genügend großer Abundanz dieser Arten im See immer positiv. Ambivalent dagegen

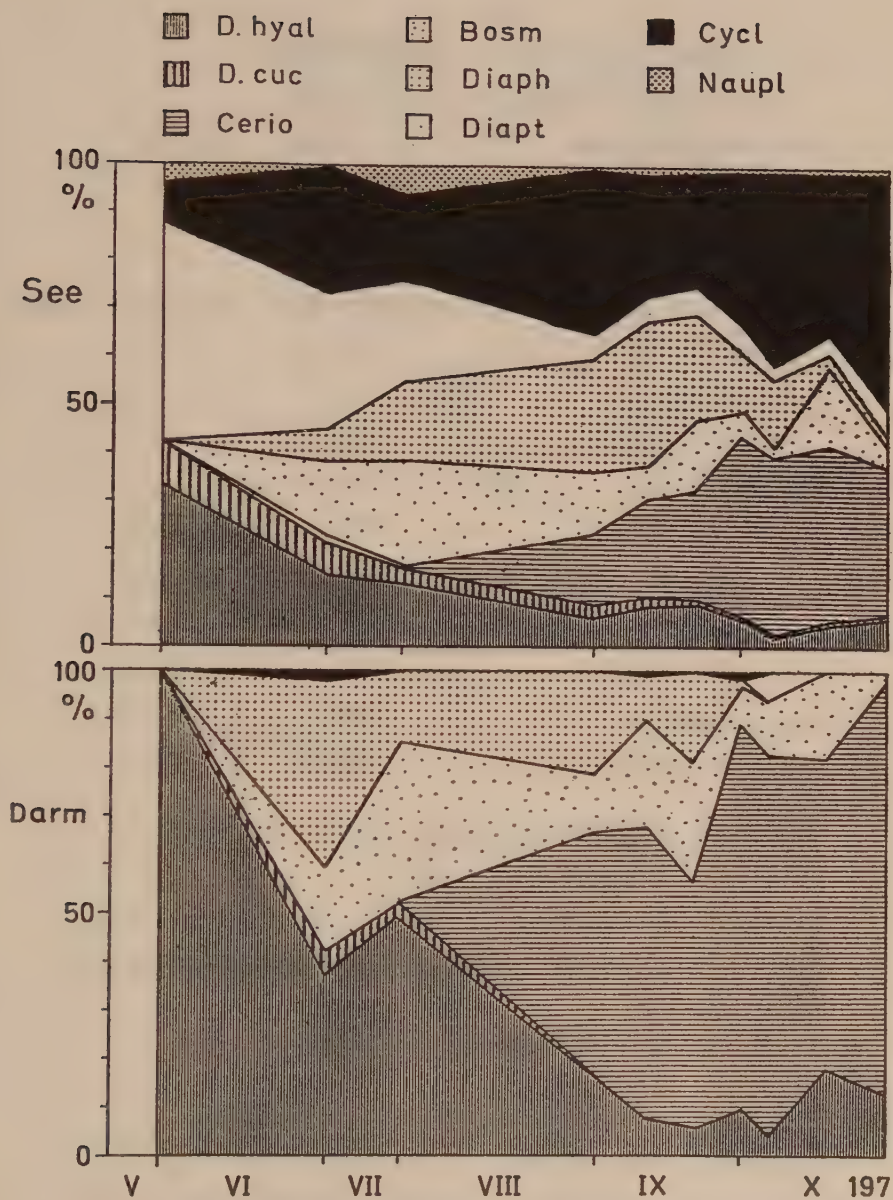


Abb. 42 Klostersee: Durchschnittliche Anzahl der wichtigen Zooplanktonarten im See und im Darm der Fische während des Versuchszeitraumes.

121	Daphnia hyalina	r = 0,62	
10	Daphnia cucullata	r = 0,28	
	Ceriodaphnia	r = 0,92	N = 80
	Bosmina	r = 0,42	
	Diaphanosoma	r = 0,10	

Klostersee: Korrelation Abundanz im See - Abundanz im Darm

Tabelle V

	See	Darm
Daphnia hyalina	0,23	0,27
Daphnia cucullata	0,08	0,07
Ceriodaphnia	0,08	0,12
Bosmina	0,08	0,10
Diaphanosoma	0,15	0,29

Klostersee Durchschnittliche Größe im See und im Darm
der Fische (mm^2)

Gemessen wurden Länge und Breite; beide
Größen wurden miteinander multipliziert.

Tabelle VI

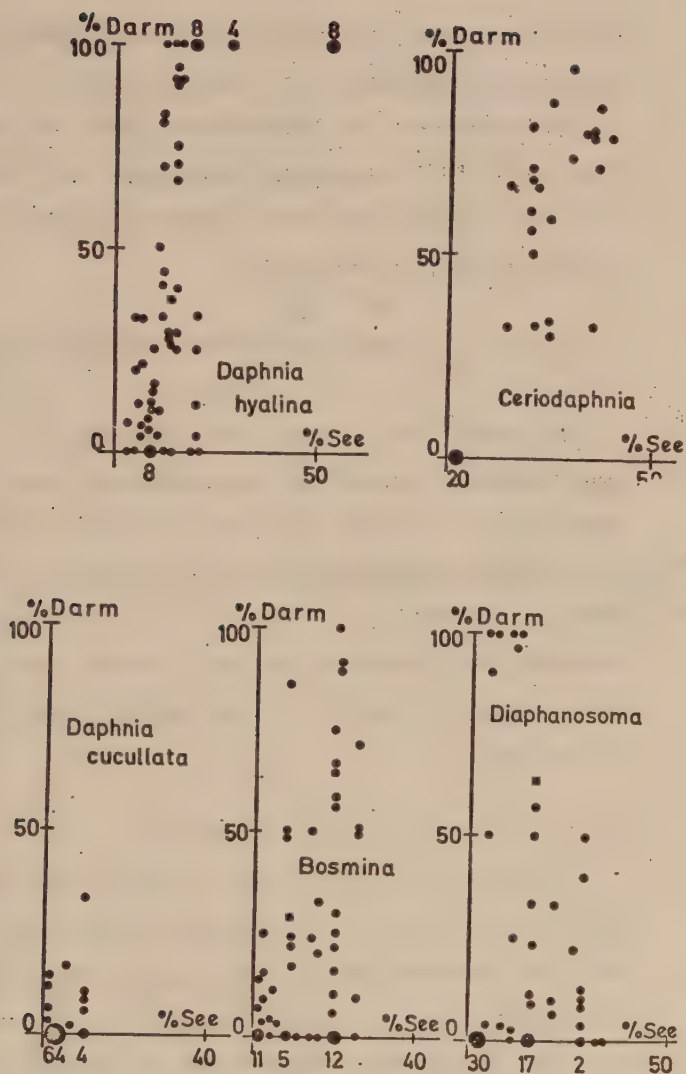


Abb. 43. Klostersee: Relative Abundanz der wichtigsten Futterarten im See und im Darm der Fische.

verhielten sich die Fische den Arten *Bosmina* und *Diaphanosoma* gegenüber, fast immer negativ war der Selektionskoeffizient für *Daphnia cucullata* und für alle Copepoden. Die folgenden Berechnungen verdeutlichen die Abhängigkeit des Selektionskoeffizienten von der Abundanz und der Beutegröße.

3. 2. 2. 3. 1 Beziehung: Selektionskoeffizient - Abundanz

Die Abbildung 44 zeigt für jeden Fisch den Selektionskoeffizienten relativ zu allen anderen Planktonarten in Abhängigkeit von der relativen Abundanz im See. Eine signifikante positive Korrelation ergibt sich nur zwischen Selektionskoeffizient und Abundanz von *Ceriodaphnia*. Das bedeutet, daß die Elritzen umso stärker *Ceriodaphnia* selektierten, je größer deren Anteil im Wasser war.

3. 2. 2. 3. 2 Selektion nach Größe

Mißt man die mittlere Größe einer Cladocerenart im See und die Größe von Planktonindividuen der gleichen Art zur gleichen Zeit im Darm der Fische, läßt sich Folgendes aussagen: Ganz eindeutig selektieren die Fische aus dem Angebot der Futterarten die größten Individuen heraus (Tab. VI). Nur bei *Daphnia cucullata* traf dies nicht zu.

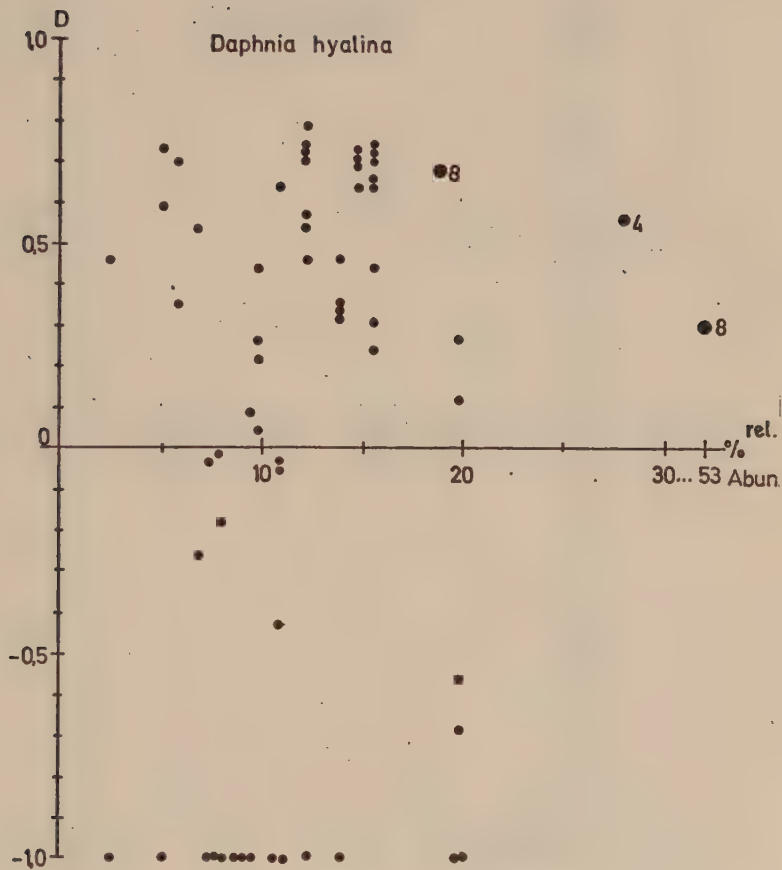


Abb. 44 a Klostersee: Beziehung zwischen relativer Abundanz im See und dem Selektionskoeffizienten (D) von *Daphnia hyalina*.

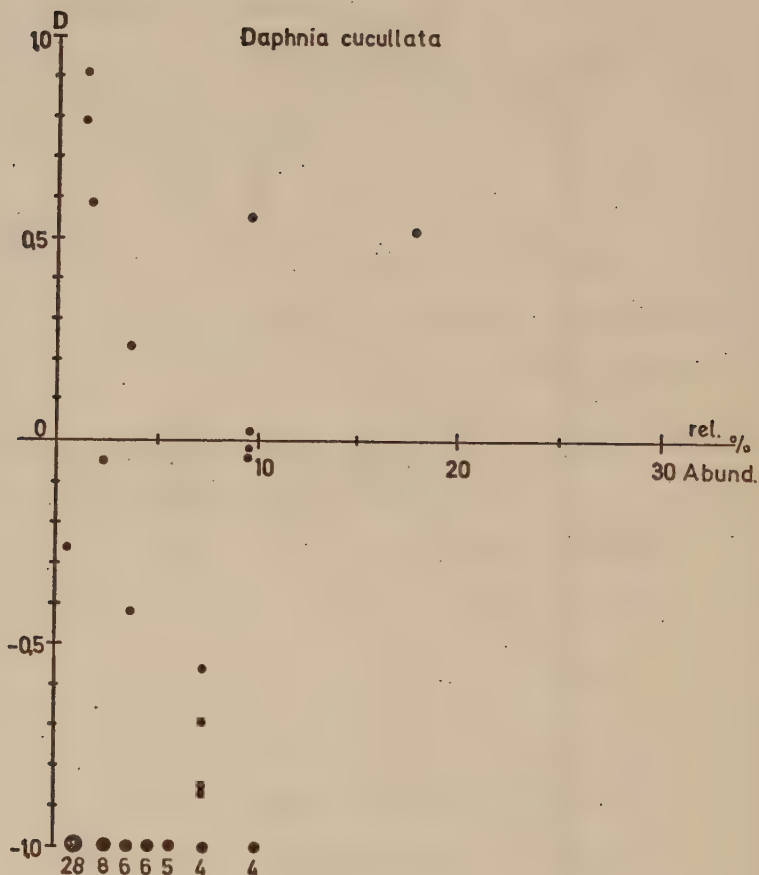


Abb. 44 b. Klostersee: Beziehung zwischen relativer Abundanz im See und dem Selektionskoeffizienten (D) von *Daphnia cucullata*.

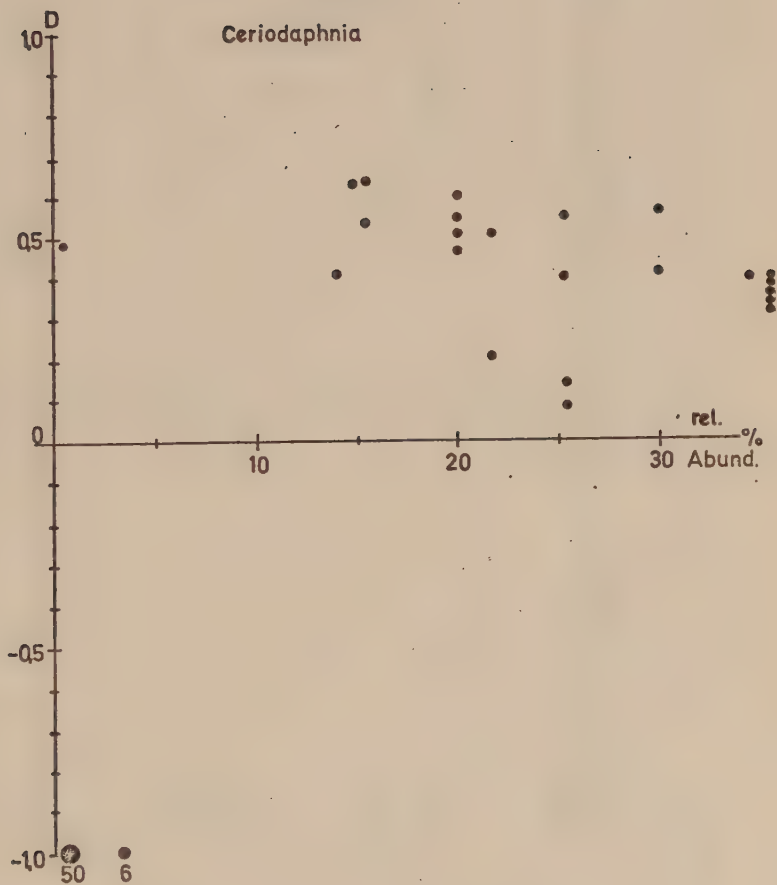


Abb. 44 c Klostersee: Beziehung zwischen relativer Abundanz und dem Selektionskoeffizienten (D) von *Ceriodaphnia*.

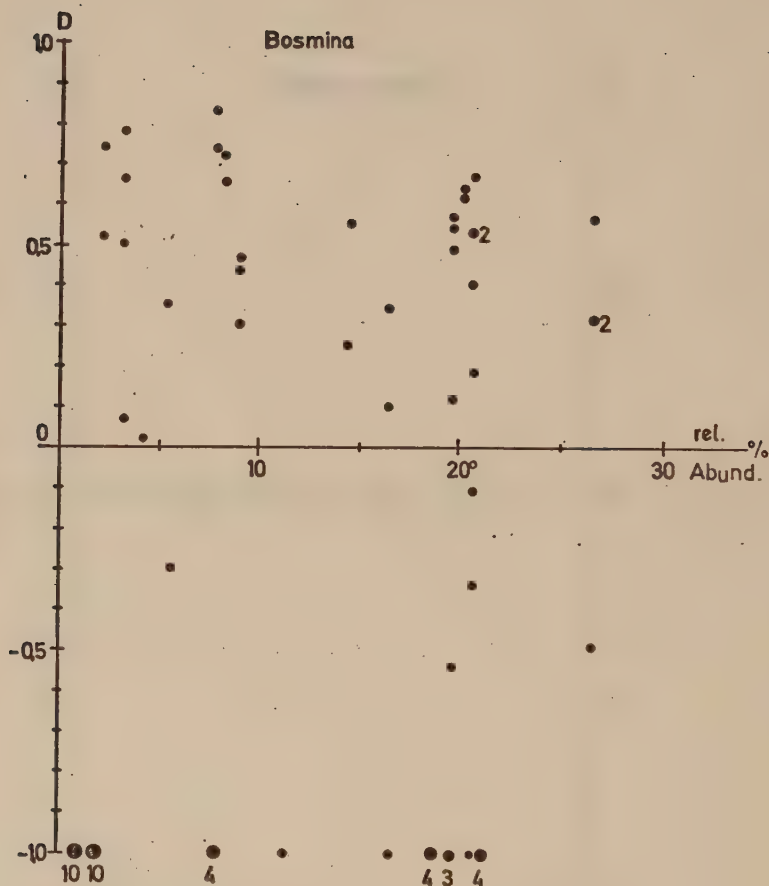


Abb. 44 d Klostersee: Beziehung zwischen relativer Abundanz im See und dem Selektionskoeffizienten (D) von *Bosmina*.

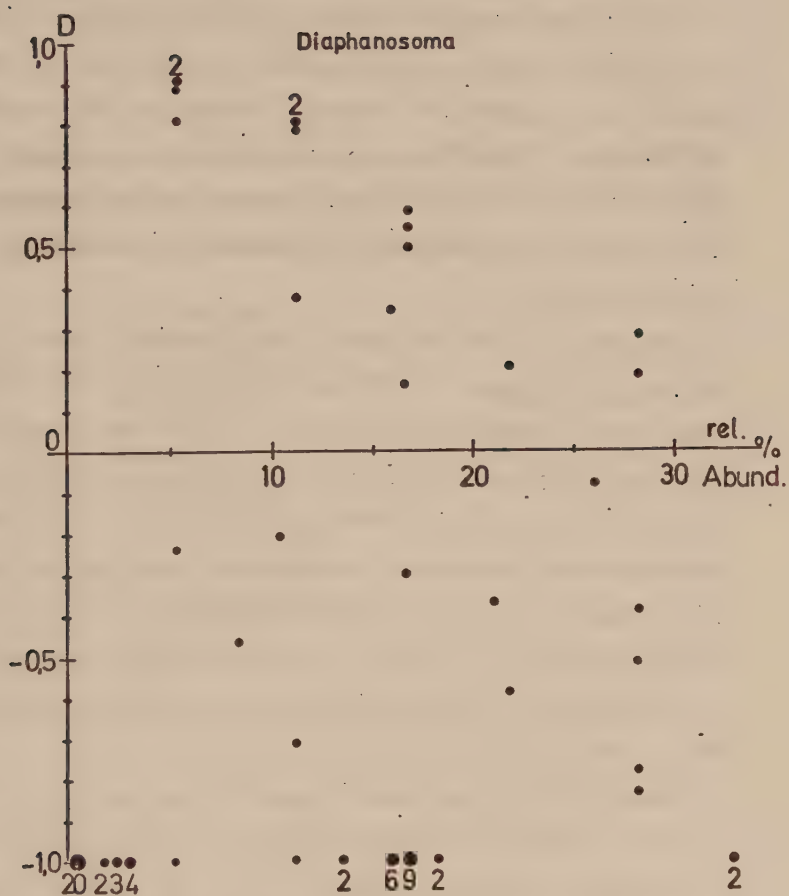


Abb. 44 e Klostersee: Beziehung zwischen relativer Abundanz im See und dem Selektionskoeffizienten (D) von *Diaphanosoma*.

3. 2: 2. 3. 3 Beziehung: Große Arten - kleine Arten

Man kann die Cladoceren in zwei Größenklassen einteilen, deren Mittelwerte sich nicht überlappen (Tab. VII). Danach werden *Daphnia hyalina* und *Diaphanosoma* zu den großen Arten gerechnet, *Daphnia cucullata*, *Ceriodaphnia* und *Bosmina* zu den kleinen. Die kleinen Arten sind in ihrer Größe sehr einheitlich, während bei den großen Arten *Daphnia hyalina* fast doppelt so groß ist wie *Diaphanosoma*.

Man kann kleine und große Arten zusammen gleich 100 Prozent setzen und die relative Abundanz und den Selektionskoeffizienten neu berechnen. Da nur zwei Gruppen berücksichtigt sind, sind die Selektionskoeffizienten für beide Gruppen zahlenmäßig gleich, haben aber entgegengesetzte Vorzeichen. Dabei sieht man, daß die relative Abundanz der großen Arten im Laufe des Jahres abnimmt (Abb. 45). Dies ist vor allem auf den Anstieg der Populationsdichte von *Ceriodaphnia* zurückzuführen, der im August beginnt.

Trägt man nun den Selektionskoeffizienten der großen Arten im jahreszeitlichen Verlauf auf, fällt sofort die Veränderung im August ins Auge (Abb. 46). Bis August werden vorzugsweise große Arten gefressen, danach kleine.

Untersucht man die Abundanz in Abhängigkeit vom Selektionskoeffizienten (Abb. 47), ergibt sich eine hochsignifikante Korrelation ($r = 0,42$, $N = 80$): Je größer der Anteil großer Arten ist, umso stärker selek-

tieren die Fische diese; und je größer der Anteil kleiner Arten ist, desto mehr werden diese vorgezogen.

Durchschnittliche Größe der wichtigsten Cladoceren
Gemessen wurden Länge und Breite; beide Größen wurden
anschließend miteinander multipliziert.

Daphnia hyalina	$0,23 \pm 0,11$ mm ²
Daphnia cucullata	$0,08 \pm 0,009$ mm ²
Ceriodaphnia	$0,08 \pm 0,02$ mm ²
Bosmina	$0,08 \pm 0,01$ mm ²
Diaphanosoma	$0,15 \pm 0,03$ mm ²

Tabelle VII

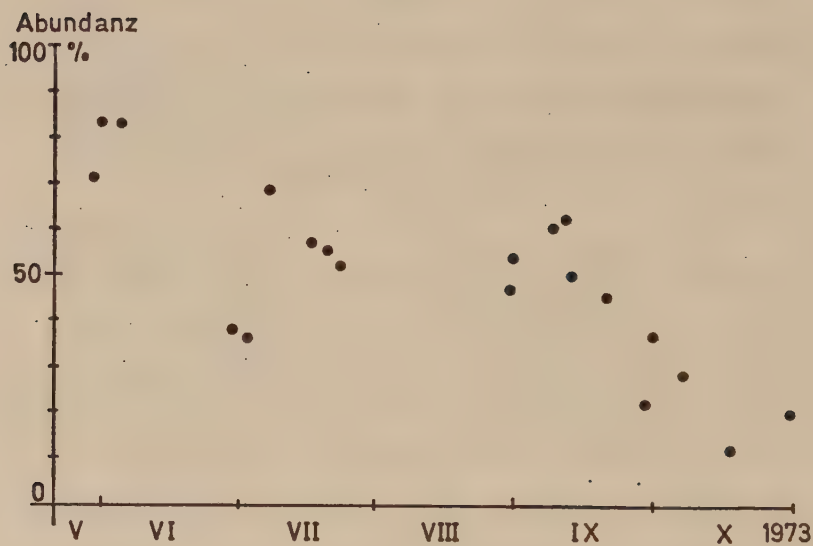


Abb. 45 Klostersee: Verlauf der relativen Abundanz der großen Arten im Versuchszeitraum.

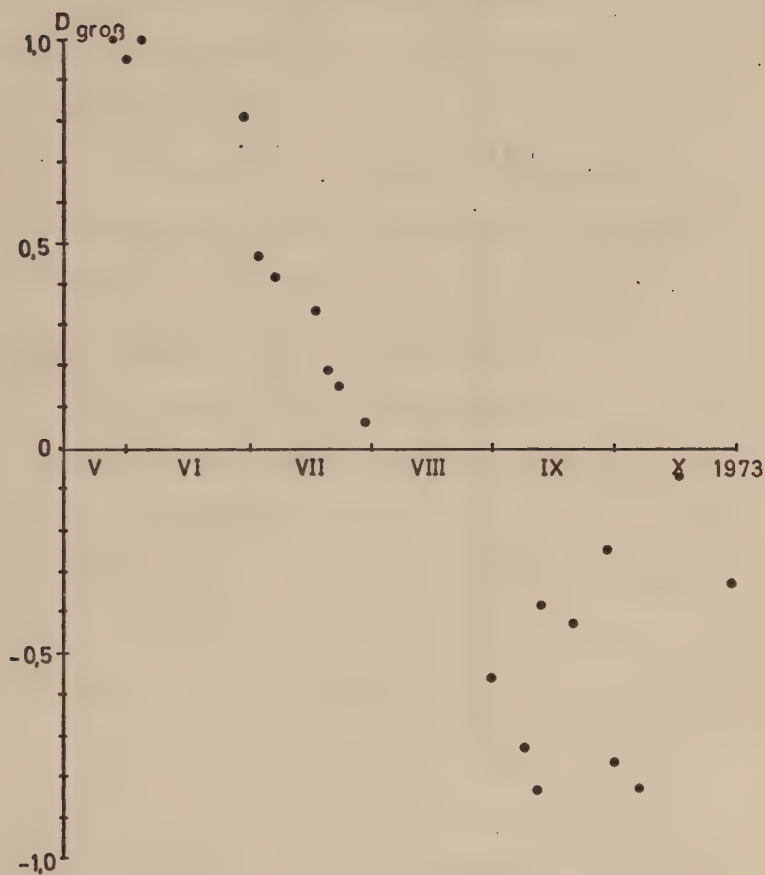


Abb. 46 Klostersee: Verlauf des Selektionskoeffizienten (D) für die großen Arten im Versuchszeitraum.
Mittelwerte der Selektionskoeffizienten aller Fische eines Versuchs.

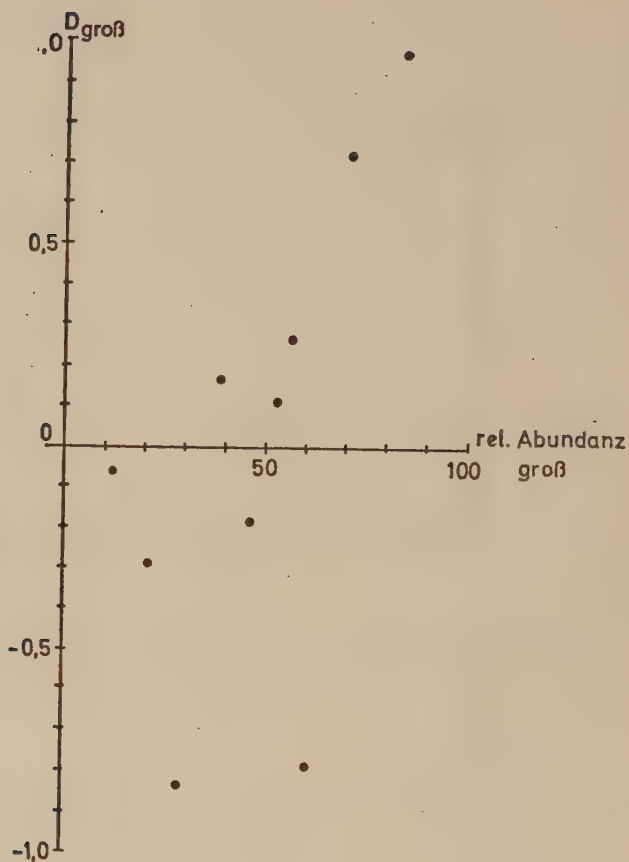


Abb. 47 Klostersee: Der Selektionskoeffizient für die großen Arten in Abhängigkeit von der relativen Abundanz der großen Arten.

Mittelwerte der Selektionskoeffizienten aller Fische eines Versuchs.

4. Zusammenfassung der Ergebnisse aus den Labor- und Freilanduntersuchungen

Die auffallendste Übereinstimmung beider Versuchsgruppen ist die Tatsache, daß die Elritzen auch unter nahezu natürlichen Bedingungen keine Copepoden fressen. Obwohl die Abundanz von Copepoden im Brunnsee und im Klostersee fast über den gesamten Versuchszeitraum hinweg etwa 50 Prozent betrug, wurden sie im Freiland zu einem noch geringeren Prozentsatz gefressen als im Labor. Die Präferenz der Elritzen für Cladoceren trat hier deutlich zutage.

Das im Labor nachgewiesene abundanzabhängige Fressen wurde auch im Freiland bestätigt. Je häufiger eine Cladocerenart - mit Ausnahme von *Diaphanosoma* - im See vertreten war, umso häufiger wurde sie auch im Darm der Fische gefunden. Für eine Art - *Ceriodaphnia* - konnte festgestellt werden, daß sie umso stärker selektiert wurde, je häufiger sie in der Umgebung vorkam. Dies könnte in Zusammenhang mit dem plötzlichen Anstieg der Populationsdichte dieser Art stehen.

Ein weiteres Ergebnis der Freilandversuche ist auch der Nachweis, daß nicht alle Cladocerenarten zu gleichen Anteilen gefressen werden. Häufig wurde die größten Arten - *Sida* im Brunnsee und *Daphnia hyalina* im Klostersee - bevorzugt. Die bevorzugten Arten werden oft auch dann noch aufgespürt und zu einem sehr hohen Anteil

gefressen, wenn sie mit den angewendeten Methoden in der Umgebung kaum noch nachweisbar sind. Dies ist ein Indiz für die außerordentliche Stärke der Selektion.

Das selektive Fressen der Elritzen zeigt sich nicht nur im artcharakteristischen Freßverhalten. Für einige Fische konnten auch individuelle Präferenzen für eine bestimmte Cladocerenart nachgewiesen werden. Sogar bei den Versuchen im Brunnsee, bei denen fast nur *Sida* gefressen wurde, fand sich ein Fisch, dessen Darm zu 20 Prozent mit *Ceriodaphnia* gefüllt war. Diese Art wurde im Brunnsee von fast allen anderen Elritzen vermieden.

Aus den Ergebnissen beider Versuchsgruppen im Labor und im Freiland läßt sich insgesamt eine gute Übereinstimmung ablesen. Die Freilandexperimente bestätigen die Laborversuche und geben noch Aufschluß darüber, wie breit das Spektrum der Futterarten bei Elritzen ist.

5. Diskussion

5. 1 Laborversuche zur Prägung

Im Hinblick auf die Situation im Freiland, wo - jahreszeitlich etwas verschieden - etwa 50 Prozent Copepoden und 50 Prozent Cladoceren im Plankton der Seen vorhanden sind, wurde für die Laborversuche je ein Vertreter dieser beider Gruppen gewählt. Nachdem nun aber die Ergebnisse vorliegen, erscheint die Wahl vielleicht nicht mehr so günstig.

Die Elritzen ließen sich überhaupt nicht auf das angebotene Futter prägen und bei den Forellen ließen sich nur Andeutungen einer Prägung feststellen.

Wie aus den Versuchen hervorgeht, lag bei beiden Fischarten eine starke Präferenz für eine der beiden Planktonarten vor. Durch diese starke Präferenz war es nicht möglich, die Fische auf Bevorzugung der anderen Planktonart zu prägen. Auch Murdoch (1969) ist dies bei seinen Versuchen mit Schnecken nicht gelungen.

Es ist durchaus denkbar, daß Prägungsexperimente, bei denen Elritzen zwei Cladocerenarten und Forellen zwei Copepodenarten geboten werden, Erfolg hätten. Das Ergebnis dieser Versuche lautet also nicht: Elritzen und Forellen sind nicht auf bestimmtes Futter prägbar, sondern: Elritzen lassen sich mit der benutzten Methode nicht auf Copepoden, Forellen kaum auf Cladoceren prägen.

Interessant sind die Ergebnisse der Gruppen C+D.

Diese Fische waren an Mischfutter gewöhnt und hatten daher Zeit gehabt, sich auf eine Art zu spezialisieren. Man könnte dies auch als einen Prägungsprozeß deuten. So fraßen die Forellen dieser Gruppe einen höheren Prozentsatz an Copepoden und die Elritzen einen höheren Prozentsatz an Daphnien als die Gruppen, die nur an Daphnien oder Copepoden gewöhnt waren.

Eigentümlich ist das starke Absinken der Mortalität von Daphnien und Copepoden während der Versuche, ein Phänomen, das auch bei der zweiten Versuchsserie auftrat. Es mag sein, daß die Fische, nachdem der erste Hunger gestillt war, doch etwas durch den Beobachter verunsichert wurden. Auch die sinkende Erfolgchance beim Fangen von Copepoden läßt sich so erklären.

5. 2 Laborversuche zur Präferenz

Die zweite Serie der Laborversuche hat Folgendes ergeben: Auch wenn bei den Elritzen die Präferenz für Daphnien nicht so stark wäre, wäre es doch sehr schwierig gewesen, die Elritzen auf Copepoden zu prägen. Die geringe Erfolgchance, einen Copepoden zu fangen, läßt eine Prägung sehr schwierig scheinen.

Ein wichtiges Ergebnis haben diese Versuche aber erbracht: Es ist im Labor gelungen, das von Murdoch geforderte abundanzabhängige Umschalten auf die häufigere Futterart zu zeigen. Am Beginn der Versuche fraßen die Forellen die leicht zu fangenden Daphnien zu einem hohen Prozentsatz. Als dadurch die Häufigkeit der Daphnien stark reduziert war, "schalteten" die Forellen auf die weniger gut erreichbaren Copepoden um, für die sie dann aber eine starke Präferenz zeigten.

Den Beweis dafür lieferte die partielle Korrelationsanalyse, bei der der Zeitfaktor ausgeschaltet wurde, sodaß die Bedeutung der Abundanz klar hervortrat. Je größer die Abundanz der Copepoden wird, in desto größeren Prozentsätzen werden sie von den Forellen gefressen.

Wenn man allerdings die Schnappraten in die Diskussion einbezieht, findet kein Umschalten statt. Von Anfang an bevorzugen die Forellen dann Copepoden; nur weil die Erfolgchance beim Fangen von Copepoden so schlecht ist, tritt bei diesen Versuchen das Umschalten auf.

So überlagern sich hier zwei Prozesse, eine Erschei-

nung, die sicher auch häufig in natürlicher Umgebung anzutreffen ist.

Vergleicht man die Ergebnisse der ersten und zweiten Versuchsreihe, fällt die Übereinstimmung bei Forellen und Elritzen der ersten und zweiten Serie in Bezug auf die Mortalitätsraten der Copepoden auf. Sie sind fast gleich. Das ist ein Indiz dafür, daß die Versuchsbedingungen in beiden Versuchsreihen gleich waren.

Erstaunlich ist allerdings der Unterschied in der Freßrate für Daphnien. Die Fische der zweiten Versuchsreihe fraßen wesentlich mehr Daphnien als die der ersten. Das mag daher kommen, daß sie durch die wiederholten Experimente besser an die Versuchsbedingungen gewöhnt waren.

5. 3 Freilandversuche

Vor allem im Klostersee fiel der hohe Prozentsatz von sich vegetarisch ernährenden Fischen auf. Es ist unwahrscheinlich, daß dies Phänomen durch Tetramingewöhnung ausgelöst wurde, denn auch Tack (1940) beschreibt dies schon in seiner Arbeit über Elritzen. Er schreibt aber, daß die Ausnutzung der pflanzlichen Nahrung sehr gering ist, ein Umstand, der auch bei den Fischen im Brunnsee und im Klostersee auffiel. Das Phytoplankton fand sich noch völlig unverdaut im Enddarm.

Tack beschreibt auch, daß sich Elritzen mit Phyllopoden geradezu vollstopfen können, wenn sie Gelegenheit dazu haben. Im Brunnsee wurde ein Fisch gefunden, der über 800 Sidas gefressen hatte. Sein Darm war so voll, daß er bei der ersten leisen Berührung platzte. Es ist möglich, daß dieser Fisch direkt in einen Schwarm von Sidas geraten ist.

Diese hohe Freßrate ist aber eine große Ausnahme, schon über hundert gefressenen Planktonorganismen waren sehr ungewöhnlich.

5. 3. 1 Brunnsee

Schwierig zu deuten ist das Vorkommen von *Sida* im Plankton des Brunnsees. In der Literatur wird *Sida* als Litoraltier beschrieben, das meistens an Wasserpflanzen angeheftet sitzt und nur kurze Strecken schwimmt. Die Boje mit den Versuchskäfigen war aber in der Mitte des Sees in 17 Meter Tiefe verankert.

Im Pelagial des Brunnsees existiert also - im Gegensatz zu den Beschreibungen in der Literatur - eine Population von *Sida*. Sie hielt sich dort zumindest während des Untersuchungszeitraumes in den Sommern 1971 bis 1972.

Als die Boje mit den Käfigen im See versenkt wurde, bekam diese Population natürlich die Möglichkeit, sich an diese anzuheften, und es ist denkbar, daß sich eine Anzahl von *Sidas* um die Käfige konzentrierte. So entstand dort eine Dichte, wie sie vielleicht in einem anderen Teil des Sees nicht anzutreffen war. Um diese Fehlerquelle aber auszuschalten, waren Boje und Käfige jeweils vor Versuchsbeginn gründlich abgescheuert worden. Auch ergaben die Pumpversuche an der Boje keinen Hinweis auf einen solchen Fehler.

Ivlev (1961) schreibt, daß Räuber die größtmögliche geeignete Futterart bevorzugen. Dies scheint hier bei den Elritzen der Fall zu sein, wo die Präferenz für die größte Art - *Sida* - so ganz außerordentlich stark ausgeprägt ist.

5. 3. 2 Klostersee

Im Klostersee liegt der Fall eines Übergangs von einer Futterart auf die andere auf Grund von wechselnden Abundanzen vor. Dieser Übergang betrifft die Arten *Daphnia hyalina* und *Ceriodaphnia*. Sie sind die beiden wichtigsten Futterarten im See. Als im Frühjahr und Frühsommer nur eine geringe Anzahl von *Ceriodaphnia* im See vertreten war, zeigten die Fische eine starke Präferenz für die große Art *Daphnia hyalina*. Es war aber auch zu dieser Zeit eine genügend große Menge von *Ceriodaphnia* - nämlich ca. 35 Individuen - im Käfig vorhanden, um von den Fischen bemerkt zu werden. Daß die Fische imstande sind, auch eine geringe Zahl von Planktonorganismen im Käfig aufzuspüren, haben sie im Brunnsee gezeigt, als sie auch bei sehr geringen Abundanzen von *Sida* nur diese fraßen.

Erst als im Sommer und Herbst die Population von *Ceriodaphnia* ein großes Populationsmaximum erreichte, ließen die Fische die bisher bevorzugte, größere *Daphnia hyalina* fast völlig außer acht und stellten sich auf *Ceriodaphnia* um. Die Populationsgröße von *Daphnia hyalina* blieb die ganze Zeit über etwa konstant.

Ein langandauernder Lernprozeß kann bei diesem Vorgang nicht ausschlaggebend gewesen sein. Alle Fische wurden ja vor den Versuchen im Labor gehalten und meist mit Tetramin gefüttert. Jeder Fisch wurde also beim Versuch im See mit einer ihm völlig neuen Situation

konfrontiert.

Eine Erklärung ist folgendermaßen möglich: Die Wahrscheinlichkeit, einer Ceriodaphnia als erstem Futter-individuum zu begegnen, war sehr groß, größer, als die Chance, einer Daphnia hyalina zu begegnen. Auch zweimal oder sogar dreimal hintereinander auf eine Ceriodaphnia zu treffen war noch wahrscheinlich. Dann aber hatte der Fisch gelernt, Ceriodaphnia zu fressen und fraß diese Art bevorzugt und häufiger als es der relativen Abundanz von Ceriodaphnia entsprach. Auslösender Faktor für dieses Verhalten kann also die hohe relative Abundanz von Ceriodaphnia, gekoppelt mit einem kurzfristigen Lernprozeß der Fische gewesen sein.

Literaturverzeichnis

- Amann, C. : Vergleichende Untersuchungen zur sommerlichen Primärproduktion im Brunnsee und Klostersee (Chiemgau) 1974
- Bryan, J. E. and P. A. Larkin : Food specialisation by individual trout. J. Fish. Res. Bd. Canada 29, 1615 - 1624 (1972)
- Gessner, F. : Die Limnologie des Naturschutzgebietes Seeon. Arch. f. Hydrobiol. 47, 4, 553 - 624 (1953)
- Grimaldi, E. e A. Berg : Biologia Delle Due Forme Di Coregone (Coregonus Sp.) Del Lago Maggiore. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18, 25 - 196 (1965)
- Haney, J. F. and D. J. Hall : Sugar-coated Daphnia: A preservation technique for Cladocera. Limn. and Ocean. 18, 2 (1973)
- Herbst, H. V. : Blattfußkrebse Stuttgart: Kosmos - Verlag (1962)
- Herter, K. : Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen Berlin: Akademie Verlag (1953)
- Ivlev, V. S. : Experimental ecology of the feeding of fishes. New Haven, Cnn.: Yale University Press (1961)
- Jacobs, J. : Quantitative Measurement of Food Selection A Modification of the Forage Ratio and Ivlev's Electivity Index. Oecol. 14, 413 - 417 (1974)
- Kiefer, F. : Ruderfußkrebse (Copepoden) Stuttgart: Kosmos - Verlag (1960)

Murdòch, W. W. : Switching in general predators: Experiments on predator specificity and stability of prey populations Ecol. Monograph. 39 335 - 354 (1969)

Schwoerbel, J. : Methoden der Hydrobiologie Stuttgart: Franck'sche Verlagshandlung (1966)

Tack, E. : Die Ellritze (*Phoxinus laevis* Ag.), eine monographische Bearbeitung. Arch. Hydrobiol. 37, 321 - 425 (1940)

Lebenslauf

Am 7. 8. 1942 wurde ich als Tochter des Volkswirts Dr. Karl Kucklentz in Berlin geboren. Nachdem unsere Wohnung in Berlin 1943 zerstört wurde, zogen meine Eltern nach Potsdam. Dort starb mein Vater 1945. Im Herbst 1949 wurde ich in Potsdam eingeschult und besuchte die Volksschule bis Weihnachten 1952. In diesem Jahr siedelte meine Mutter mit mir nach Hamburg über. Ich beendete in Hamburg die dort vorgeschriebene sechsjährige Volksschulzeit und wechselte 1955 auf das Gymnasium über. Im Jahre 1962 mußte ich wegen Krankheit fast ein Jahr lang die Schule versäumen. Daher schloß ich erst im Januar 1964 die Schulzeit mit dem Abitur ab. Nach dem Abitur arbeitete ich mehrere Monate als Hilfsschwester im Hamburger Universitätskrankenhaus Eppendorf. Im Wintersemester 1964/65 schrieb ich mich dann als Studentin der Biologie an der Universität München ein. Im Frühjahr 1965 übersiedelte ich mit meiner Mutter nach Tutzing. Im Sommersemester 1967 legte ich das Vordiplom ab und war von da an wissenschaftliche Hilfskraft am Zoologischen Institut München in den Zoologischen Übungen für Anfänger und in den Bestimmungsübungen an einheimischen Tieren. Das Thema meiner Dissertation erhielt ich 1968 von Prof. Dr. Jacobs. Aus finanziellen Gründen arbeitete ich von März 1970 bis September 1971 als technische Assistentin am Zoologischen Institut. 1972 wurde ich in die Graduiertenförderung aufgenommen.

